

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Nikoleta Anderlová

Latitudinální gradient diverzity cévnatých rostlin alpínských oblastí – skutečnost nebo mýtus?

Latitudinal diversity gradient of vascular plant species in the alpine areas – fact or fiction?

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Petr Sklenář, PhD.

Praha, 2020

Poděkování

Chtěla bych tímto poděkovat svému školiteli za jeho vstřícný přístup, konstruktivní kritiku a v neposlední řadě i za rychlou komunikaci. Dále děkuji své rodině a přátelům za jejich podporu.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto práci zpracovala samostatně za použití ocitovaných zdrojů, které jsem kompletně uvedla v seznamu literatury. Tato práce ani žádná její část nebyla předložena pro získání stejného nebo jiného akademického titulu.

V Domažlicích 28. 5. 2020

Abstrakt

O latitudinálním gradientu diverzity se předpokládá, že platí univerzálně, tedy i pro cévnaté rostliny vysokohorských oblastí, které jsou ale v mnoha ohledech specifické – především svou vysokou diverzitou a endemismem. Existence latitudinálního gradientu diverzity rostlin alpínského pásma rovníkových a temperátních hor dosud nebyla zjišťována. Srovnání diverzit horských oblastí napříč pohořími komplikují rozdílné metodické přístupy a nejednotné používání termínů založené na existenci mnoha různých definic. Výsledky provedené rešerše potvrzují, že pouze na základě dostupných literárních zdrojů není možné z výše uvedených příčin o existenci latitudinálního gradientu diverzity nad alpínskou hranicí lesa rozhodnout. Práce upozorňuje na mezery ve výzkumu a může tak sloužit jako inspirace pro další studium a přehled základních informací o problematice.

Klíčová slova: latitudinální gradient diverzity, alpínská vegetace, diverzita cévnatých rostlin, temperátní pohoří, tropická pohoří

Abstract

Latitudinal diversity gradient is assumed to be a general phenomenon, and therefore should also be applicable to vascular plants in alpine habitats that are specific in many aspects – especially in the high diversity and endemism. Latitudinal patterns in plant diversity in tropical and temperate alpine habitats have not been examined so far. The situation is complicated by different methodical approaches and inconsistent usage of terms based on existence of many different definitions. This literature review indicates that the existence of the latitudinal diversity gradient above the tree line cannot be confirmed because of the reasons mentioned above. This work points out the gaps in research and therefore can be used as inspiration for further studies and as an overview of basic information regarding this subject.

Keywords: latitudinal diversity gradient, alpine vegetation, vascular plant diversity, temperate mountain ranges, tropical mountain ranges

Obsah

1. Úvod	1
2. Biodiverzita	2
2.1. Měření diverzity a problémy s tím spojené	3
2.2. Alfa, beta, gama diverzita – o konceptu, jeho popularitě a kritice	4
2.3. Procesy ovlivňující diverzitu: speciace a extinkce	5
2.4. Latitudinální gradient druhové bohatosti.....	6
3. Mechanismy diverzifikace v horách.....	8
3.1. Model ostrovní ekologie aneb fragmentace habitatů a populací	8
3.2. Glaciace	10
3.3. Zvýšený stres	11
4. Diverzita alpské vegetace mírného a tropického pásu	12
4.1. Pohoří tropické Afriky.....	12
4.2. Tropické Andy.....	14
4.3. Tropická pohoří na Nové Guinei.....	16
4.4. Skalisté hory	18
4.5. Alpy	20
4.6. Himaláje	20
5. Shrnutí výsledků a diskuze	22
6. Závěr.....	24
7. Reference.....	25

1. Úvod

Druhová bohatost organismů vědce fascinuje již několik století. Pozornost pak obzvláště přitahují místa s vysokou diverzitou označovaná jako „*diversity hotspots*“, mezi které se počítají i vysokohorské oblasti. Ty se vyznačují až o třetinu vyšší druhovou diverzitou rostlin, než bychom vzhledem k jejich rozloze mohli očekávat (Körner, 2002), a to i přesto, že se zvyšující se nadmořskou výškou klesá plocha, kterou je na horách možno obývat (Körner, 2000). Vysokohorské květeny navíc charakterizuje i vysoký podíl endemitů (Rahbek et al., 2019a) a výrazná odlišnost v druhové bohatosti mezi jednotlivými horskými útvary světa (Ozenda and Borel, 2003; Sklenář et al., 2014; Spehn et al., 2002 a dále kapitola 4).

Na prostředí hor se dá nahlížet i jako na model latitudinálních pásem – s rostoucí elevací se mění podmínky prostředí a horská pásma především v tropech zhruba odráží latitudinální rozložení pásem směrem od rovníku k pólům (Körner, 2000). Obecně platí, že s rostoucí elevací dochází k poklesu počtu druhů, a to napříč regiony (Körner, 2002). Obdobný trend nacházíme i v latitudinálních pásmech, kde ho označujeme jako *Latitudinal Diversity Gradient*. Tento koncept označující snižování počtu druhů od rovníku směrem k pólům se zdá být platný pro naprostou většinu rostlin i živočichů (Mittelbach et al., 2007; Pianka, 1966; Schluter and Pennell, 2017). Vzniklo mnoho teorií, které se pokoušejí tento fenomén vysvětlit, přesto dodnes není mechanismus jednoznačně určen. Existuje také mnoho mechanismů, které mohou stát za zvýšenou druhovou diverzitou vysokohorské vegetace.

Cílem této práce je podat ucelený přehled o problematice existence latitudinálního gradientu u alpínských společenstev rostlin, upozornit na nedostatky týkající se tématu vysokých hor, diverzity a obecně uznávaného latitudinálního gradientu, stejně jako představit čtenáři mechanismy, které mohou stát za výraznou diverzitou horských prostředí. Na základě rešerše literatury o diverzitě cévnatých rostlin alpínského pásu vybraných pohoří (tropické hory a významné horské celky subtropů/temperátu severní polokoule) se pokusím rozhodnout, zda lze i nad hranicí lesa najít pokles diverzity směrem od rovníku.

2. Biodiverzita

Biologická diverzita (zkráceně biodiverzita) je důležitý termín v mnoha oborech - od ochránářství, sociologie, po mnohé vědní disciplíny (Patil and Taillie, 1982; Swingland, 2001) používaný už desítky let (Hamilton, 2005), který by měl zahrnovat úplnou variabilitu života na Zemi (DeLong, 1996). Jaká je ale definice biodiverzity a jak ji změřit? Tyto otázky, byť zdánlivě jednoduché, není snadné zodpovědět (Patil and Taillie, 1982), protože jednotná definice konceptu by měla kromě shody s etymologickým významem slova, splňovat i jednoznačnost napříč obory (DeLong, 1996) a obsáhnout úplný záběr termínu (Swingland, 2001).

Problém s termínem biodiverzita pravděpodobně tkví i v tom, že nebyla definována včas – tedy již během 60. let, kdy získal termín na popularitě (DeLong, 1996). Následkem toho byl koncept využíván tak, aby nejlépe odpovídal představám autorů (Swingland, 2001) a tento trend přetrvává i do současnosti (Ricotta, 2005; Xu et al., 2019). I proto stále panuje názor, že je potřeba dodat termínu biodiverzita jasně definované hranice (Contoli and Luiselli, 2015). Někteří autoři ale oponují – podle nich nelze najít universálně platnou definici, v rámci které bychom byli schopni jednotlivé komponenty měřit (Nakamura et al., 2019). I přes hojné používání slova (bio)diverzita proto ani dnes není jednoznačná, obecně přijímaná definice, která by zamezila vnitro- i mezioborovým nejasnostem (DeLong, 1996; Nakamura et al., 2019; Swingland, 2001) a promítla by se i do způsobu měření biodiverzity, které jistým způsobem její definici nahrazuje (Peet, 1974). Dosud totiž platí známý výrok z díla *An Introduction to Quantitative Ecology*, že měřit biodiverzitu je jako „odpovídat na otázku, která ještě nebyla nalezena“ (Poole, 1974).

DeLong (1996) uvádí z 85 definic biodiverzity několik vybraných a dělí je podle toho, jak se na diverzitu dívají. Historicky nejpůvodnější byl koncept druhové bohatosti, též počtu druhů (Peet, 1974), ale brzy se ukázalo, že pouze jeden parametr nestačí. Vznikl proto tzv. duální koncept, který se opírá nejen o počet druhů (druhová bohatost, z angl. *species richness*), ale i o rozprostření jedinců mezi druhy – tzv. vyrovnanost (z angl. *evenness*), nebo též heterogenita (z angl. *heterogeneity*; Peet, 1974). Oba tyto koncepty ignorují procesy ovlivňující diverzitu. Vznikl proto koncept zahrnující počet a rozložení druhů i probíhající procesy (DeLong, 1996). Pro účely této práce jsem se rozhodla přiklonit se k následující definici (DeLong, 1996):

„Biodiverzita je stav nebo atribut místa či oblasti, která specificky referuje o různorodosti v rámci i mezi živoucími organismy a spojuje živé organismy, společenstva a biologické procesy (ať už dějící se přirozeně nebo modifikované člověkem). Biodiverzita může být měřena jako genetická diverzita a identita anebo jako jednotlivé počty různých druhů, uspořádání druhů, společenstev, procesy, a množstvím (abundancí, biomasou, pokryvností, frekvencí...) a strukturou každé její části. Může být pozorována a měřena na jakékoliv škále od mikro oblastí a ploch prostředí až po celou biosféru.“ – přeloženo z angličtiny.

2.1. Měření diverzity a problémy s tím spojené

Z existence mnoha definic (bio)diverzity vyplývá i mnoho způsobů, jak diverzitu měřit (Izsák and Papp, 2000). Přesto, že diverzita bývá nejčastěji kvantifikována počty druhů (Peet, 1974), je potřeba mít na paměti problémy s tím spojené: druhovou bohatost nikdy přesně na jednotky neurčíme - nevíme, kolik druhů jsme nezapočetali (Peet, 1974) a málo kdy je v takových studiích brán ohled na rozložení druhů (evenness) nebo na procesy, které komplexita biodiverzity zahrnuje (viz výše). Výjimkou budiž některé práce z posledních let (například Lawrence and Fraser, 2020).

Tento problém lze najít napříč koncepty: zatímco u druhové bohatosti bývá málokdy brán zřetel na genetickou nebo funkční diverzitu, genetická diverzita zase nepracuje s funkční diverzitou apod. Navíc každá „škála“ nebo koncept diverzity využívá odlišné způsoby měření (Contoli and Luiselli, 2015). Nutnost jednotlivé úhly pohledu sjednotit a určit vztahy, které mezi nimi panují, je dalším argumentem pro zavedení obecně uznávané definice biodiverzity, nebo alespoň nových typů indexů (viz např. Izsák and Papp, 2000 nebo Nakamura, Gonçalves and Duarte, 2019), které by byly aplikovatelné napříč všemi diverzitami – genetické, ekologické, fylogenetické, funkční i druhové. Považuji za velmi pozitivní fakt, že již od přelomu století je tomuto problému věnována pozornost (Lawrence and Fraser, 2020; Petchey and Gaston, 2002; Taberlet et al., 2012) a předpokládám, že trend studování těchto vztahů bude nadále pokračovat.

Existuje široká škála indexů, které jsou používány k popisu diverzity (Lamb et al., 2009; Peet, 1974; Ricotta, 2005). Jejich porovnávání a používání je ale komplikované - každý index má jiná omezení a zákonitosti a je vždy na autorovi článku, aby zvážil, který je nejvhodnější k zodpovězení dané otázky (Peet, 1974). Indexy, se kterými se dobře pracuje, jsou většinou omezené závislostí na velikosti areálu nebo počtu druhů. Tomu se lze vyhnout využitím vztahů mezi zjištěným počtem druhů a daným prostředím, ne vždy je ale tento vztah známý. Navíc z něj plyne další omezení – následkem toho je nutné indexy využívat pouze k porovnání oblastí s podobným vztahem mezi známým a reálným, neznámým počtem druhů (Peet, 1974).

Indexy se liší například i citlivostí k dominantním či vzácným druhům. Nejméně problematický se zdá být *Hillův index* pracující s diverzitou ve formě poměrů. Jeho interpretace je ale složitější než u běžně využívaných indexů (Peet, 1974). I proto dochází neustále k vytváření nových (příp. upravování a dodefinování již existujících) indexů, které by měly realitu lépe zachytit – lépe vystihnout souvislosti mezi odlišnými typy dat (Stevens and Tello, 2018).

Někteří autoři navrhuji důležitost klasických způsobů měření biodiverzity (například počtem druhů) nahradit pohledem na biodiverzitu jako na soubor různých dimenzí. Tento koncept využívá typicky sbíraná data (počty druhů apod.) spíše jako důležitý zpřesňující komponent analýzy, než samostatný, dostačující způsob vyjádření diverzity (Nakamura et al., 2019; Stevens and Tello, 2014, 2018). Nabízí se ovšem otázka, kolik dimenzí biodiverzity má ještě smysl popisovat (Lyashevskaya and Farnsworth, 2012)? Skutečně platí čím více komplexní, tím lépe? Existují nějaké

dimenze, které by měly napříč škálami diverzity a habitaty dostatečně vypovídající charakter? Ani na to zatím nenašla vědecká obec jasnou odpověď.

2.2. Alfa, beta, gama diverzita – o konceptu, jeho popularitě a kritice

V následující podkapitole bych se chtěla hlouběji věnovat myšlence popsání diverzity třemi základními úrovněmi – alfa, beta a gama diverzitou. Nikoli proto, že by byla nejvhodnější (jak už vyplývá z předchozího odstavce: v současnosti je spíše trendem tyto komponenty diverzity využívat jako podpůrné, nikoliv stěžejní), ale proto, že bývá dosud hojně používána.

S jasně definovaným konceptem alfa, beta a gama diverzity poprvé vystoupil Whittaker v roce 1960. Pro definování termínů se různí autoři odkazují na jeho práci právě z tohoto roku (Koleff et al., 2003), nebo i mladší díla, dokonce až z roku 1977 (Hamilton, 2005). Většina děl (např. Swingland, 2001; Hamilton, 2005; Jost, 2007; Contoli and Luiselli, 2015) však uvádí obdobné vymezení komponentů diverzity, a to následující:

- *Alfa diverzita* popisuje druhovou bohatost zkoumané (homogenní) oblasti (Whittaker, 1960).
- *Beta diverzita* bývá zaměňována s termínem „obrat druhů“ (Vellend, 2002). Podle Whittakera (1960) se jedná o vyjádření míry odlišnosti mezi dvěma stanovišti.
- *Gama diverzita* označuje celkovou biodiverzitu oblastí (Contoli and Luiselli, 2015).

I v tomto případě existuje několik definic u beta diverzity, které bývají ne vždy autory odlišovány (Tuomisto, 2010; Vellend, 2002). Následkem toho je potřeba být při vytváření závěrů studií opatrný – je nutné zvážit, na jakou z otázek skutečně odpovídáme: o jakou diverzitu v užším slova smyslu nám jde? Definování diverzity, kterou daným indexem či analýzou plánujeme zkoumat, je pro zachování integrity studie a správnosti výsledků naprosto nezbytné.

Stejně jako chybějící obecně uznávaná definice nezastavila používání termínu „biodiverzita“, ani tento koncept neztratil na popularitě. Stojí na něm totiž většina často používaných indexů měřících diverzitu – např. již zmíněný Shannonův nebo Simpsonův index, od nich odvozené vzorce (Brighthouse et al., 1972; Lamb et al., 2009; Peet, 1974). K jeho používání i v současnosti pravděpodobně přispívá možnost porovnávání výsledků studií napříč dekádami pro dlouhodobé používání tohoto konceptu.

Zabruslíme-li na okamžik do matematiky, setkáme se se dvěma způsoby vyjádření alfa, beta a gama diverzity. Původnější popisuje vztah mezi alfa a beta diverzitou multiplikativně:

$$\gamma = \alpha \times \beta$$

Později následoval vznik aditivního náhledu na souvislosti mezi komponenty, tedy:

$$\gamma = \alpha + \beta$$

Kritice těchto matematických zákonitostí konceptu alfa, beta a gama diverzity se věnuje například Jost (2007) nebo Veech and Crist (2010), ale ani koncept samotný není zdaleka dokonalým

(viz Tuomisto, 2010; Nakamura, Gonçalves and Duarte, 2019). Pro běžného uživatele je ale nejdůležitější si uvědomit, že alfa, beta i gama diverzita zkoumá odlišné úrovně diverzity a nelze je proto spolu porovnávat.

Na závěr upozorňuji, že od tohoto okamžiku dále bude slovem diverzita myšlena druhová bohatost, nebude-li specificky určeno jinak.

2.3. Procesy ovlivňující diverzitu: speciace a extinkce

Klíčovými procesy v otázce diverzity (ve smyslu druhové bohatosti - *species richness*) jsou speciace, extinkce a disperze. Někteří autoři tuto trojici doplňují ještě o důležitou schopnost organismů přežít na daném území (tzv. *persistence*; Rahbek et al., 2019b), nebo o stáří daného habitatu (Schluter and Pennell, 2017). Zatímco speciace dává vzniku nových druhů, a tím diverzitu zvyšuje, extinkce (vymírání) diverzitu snižuje. Disperze pak hraje klíčovou roli v rozšíření druhů a velikosti jejich areálů (Wiens, 2011).

Druh bývá definován reprodukční bariérou, která brání vzniku plodného potomstva s nejpříbuznějším druhem. Bariérou může být myšlena prezygotická bariéra (např. gametofytická inkompabilita), ale i odlišné rozmnožovací strategie a další (Schuler et al., 2016). U rostlin je tato hranice méně ostrá: v přírodě nacházíme mnoho různých rostlinných hybridů, které situaci (spolu s vegetativním rozmnožováním rostlin) komplikují (Rieseberg and Willis, 2007). Rozhodnutí, kdy se už jedná o druh a kdy ještě o poddruh, je proto mnohdy problematické. V současnosti jsou rozlišovány čtyři typy speciace (Schuler et al., 2016):

- (1) alopatriká speciace – úplné oddělení druhů následkem migrační bariéry
- (2) peripatriká speciace – podtyp alopatriké, spojována např. s diverzifikací na ostrovech
- (3) sympatriká speciace – speciace bez geografické bariéry
- (4) parapatriká speciace – pouze částečná geografická bariéra – minimálně částečně se populace překrývají

Během historického vývoje druhu se mohou typy speciací vzájemně prolínat (Schuler et al., 2016). Kromě toho mohou být udržovány jinými faktory, než které speciační proces spustily (Simões et al., 2016). Je ale potřeba oddělit speciace ovlivňující diverzitu oblastí od současné rychlosti speciací (potažmo i extinkcí).

Speciační rychlost, tedy počet vzniku nových druhů za určitý čas, se v průběhu času mění. V současnosti je největší speciační rychlost, alespoň v nejmladších skupinách obratlovců, zaznamenána v temperátních oblastech, přestože druhově nejbohatší stále zůstávají tropy (Schluter and Pennell, 2017). Rychlosti evolučních procesů se liší mezi taxony i oblastmi (Wiens, 2011) a definuje je souhra vícero faktorů abiotické i biotické povahy (Simões et al., 2016) – např. speciační rychlost může být ovlivněna interakcí mezi druhy, produktivitou nebo teplotou prostředí (Schluter and Pennell, 2017).

Extinkci – procesu v důsledku opačném ke speciím – je věnována významnější pozornost v rámci rostlinné říše až během posledních desetiletí. Mnohem větší zájem směřoval vždy k historicky významným velkým vymíráním. Následkem toho máme o mechanismech na pozadí těchto masových extinkcí lepší přehled (Bond and Grasby, 2017), než o vymírání na menších škálách, ke kterému ale dochází v evoluci téměř neustále (tzv. *background extinction*). Největším rizikem pro vymírání se zdá být nedostatečná velikost populace: v malém počtu jedinců lze předpokládat menší genetickou variabilitu, větší náchylnost k vymření vlivem náhodných disturbancí, hromadění negativních mutací vlivem zabránění genového toku apod. (Gavrilets et al., 2000; Young et al., 1996).

Studium tohoto fenoménu získalo pozornost hlavně souvislostí s ochranářstvím: pro zařazení na seznamy ohrožených druhů je nutné kvantifikovat náchylnost taxonu k vymření (např. Izco, 2015), což nutně vedlo k postupnému odhalování faktorů, které vymírání druhů ovlivňují. Některé studie ale naznačují překvapivé výsledky: zdá se, že alespoň v oblastech s druhovou bohatostí vzniklou během nedávných specií, extinkce nezpůsobuje výraznou ztrátu evoluční historie (Davies et al., 2011). Toto zjištění je překvapivé i proto, že autoři v této studii předpokládají, že v současnosti stojíme na prahu dalšího masového vymírání, které bývá někdy označováno jako „šesté velké vymírání“ (Olf and Ritchie, 2002) – srovnatelné s historickými velkými vymíráními. Jeho zásadní spouštěč je zřejmě lidská činnost.

Mnoho vědců během posledních desetiletí nabádalo k provedení nutných změn pro snížení dopadu lidské činnosti na biodiverzitu (Barnosky et al., 2011; Lande, 1998; Pimm et al., 2014; Shivan, 2020). Ačkoliv jistě není na místě dlouhodobá varování před možnými dopady brát na lehkou váhu, je třeba si uvědomit, že extinkce nemá pouze negativní dopady (Jablonski, 2001). Změny krajiny během antropocénu se promítají kromě ztráty druhů i vznikem nových typů prostředí a působením odlišných selekčních tlaků, čímž může začít nová vlna specií (Schluter and Pennell, 2017). Porozumění těmto evolučním procesům a faktorům, které je ovlivňují, je proto pro studování diverzity a stanovení realistických předpokladů o budoucnosti druhů naprosto klíčové.

2.4. Latitudinální gradient druhové bohatosti

Diverzita není na Zemi rovnoměrně rozložena. Zatímco tropické oblasti jsou považovány za druhově velmi bohaté, směrem k pólům je očekáván pokles diverzity (Pianka, 1966). Tento trend bývá označován jako latitudinální gradient diverzity a je obecně uznávaný, přestože existují studie, jejichž výsledky neodpovídají tomuto gradientu (např. McFadden et al., 2019).

Jaké procesy ovlivňují speciace, extinkce a přežívání druhů tak, aby se gradient projevil, a jaké mechanismy umožňují vysokou diverzitu druhů v tropech i přes dlouhodobé bádání (Hillebrand,

2004; Mittelbach et al., 2007; Pianka, 1966; Rosenzweig, 1992; Rosenzweig and Sandlin, 1997; Stevens and Tello, 2018) není známo. Existuje proto mnoho teorií, které se situaci snaží vysvětlit.

Jedna z teorií, která nabízí vysvětlení vysoké diverzity v tropech (a její pokles směrem k pólům), se opírá o velmi jednoduchý fakt: tropy zabírají největší plochu naší planety (Terborgh, 1973). Velká plocha umožňuje přežití větším populacím, které by měly mít menší pravděpodobnost extinkcí. Současně na větší ploše je větší pravděpodobnost nalezení vhodného habitatu a pravděpodobněji dojde ke vzniku bariéry (např. pohoří), které umožní další obohacení diverzity (alopatrickou) speciací (Rosenzweig, 1992).

Rosenzweig ve své práci ovšem rovněž upozorňuje na to, že směrem k pólům zůstává plocha vegetačních pásů podobná. Jak se v tom případě udržuje gradient druhové bohatosti? Vysvětluje to dvěma principy: (1) rozšíření druhů, které může přesahovat obzvláště do vedlejších pásem (např. temperát až boreál; Rosenzweig and Sandlin, 1997) a tím gradient ovlivnit a (2) snižující se produktivitou prostředí, která by mohla mít za následek nižší počet druhů ve vyšších zeměpisných šířkách. Mezi nedostatky Rosenzweigovy teorie patří opomíjení vlivu sezonality, která v některých oblastech hraje klíčovou roli (Körner, 2000) a fakt, že dva ze tří principů, na kterých teorie stojí, nemusí být obecně platnými (Chown and Gaston, 2000).

Chown a Gaston (2000) dále upozorňují i na možný vliv poslední doby ledové, díky které mohlo směrem k pólům dojít k šíření mladších druhů, zatímco v tropech mohly přežívat i druhy vzniklé během minulých radiací. S tím souvisí i další z teorií vysvětlující bohatost tropů, podle které měly tropy na rozdíl od temperátu ovlivněném pleistocenními glaciály delší období k možnému vývoji druhů (Pianka, 1966). V tom případě se ovšem nabízí otázka, jestli je v současnosti uznávaný gradient stabilním a dlouhodobým, nebo zda se póly časem „dosytí“ do stejné druhové bohatosti jako tropy.

Ve studii z roku 2016 se vědci pokusili s využitím modelování alespoň částečně zúžit počet teorií. Jejich výsledky naznačují, že latitudinální gradient lze vysvětlit alespoň dvěma teoriemi (pokud počítáme s tím, že má být stabilní, a nejedná se o artefakt glaciálů): neutrálním modelem kombinací metabolické teorie a gradientu plochy (příp. produktivity) nebo teploty a jejím vlivem na rychlost biologických procesů (Tittensor and Worm, 2016). Jejich přístup otvírá cestu k ověření i dalších teorií, které pracují např. s heterogenitou škál, kompeticí, predací a gradientem vzniklým na základě klimatu (Hillebrand, 2004; Pianka, 1966). Některé dokonce opírají pouze o prostou pravděpodobnost vzniku druhu poblíž středu (Koleff and Gaston, 2001) nebo o důležitost biologických interakcí (Mittelbach et al., 2007). Opomíjet bychom neměli ani data z fosilních nálezů, které by v kombinaci se současnými znalostmi a fylogenetickým přístupem mohly přinést odhalení některých souvislostí (Jablonski et al., 2017).

Další výzkum zůstává nezbytně nutným, pokud chceme této problematice porozumět – a podle některých (např. Körner, 2000; Anthelme and Lavergne, 2018) jsou to právě vysoké hory, které jsou ideálním prostředím ke zkoumání těchto otázek.

3. Mechanismy diverzifikace v horách

Horské prostředí je pro biodiverzitu významným habitatem – může sloužit jako muzeum druhů, ale i jako jejich kolébka nebo migrační koridor (Perrigo et al., 2020). Platí ale obecně uznávaný princip snižování diverzity od rovin k pólům i ve specifickém prostředí vysokých hor, přesněji v alpském pásu? Čím je horské prostředí specifické? Zde bude podrobněji probráno několik vybraných faktorů z velkého množství mechanismů (Anthelme and Lavergne, 2018; Körner, 1995), které mohou ovlivnit specificky diverzitu horských prostředí – jejich výraznou diverzitu a vysoký počet endemitů.

3.1. Model ostrovní ekologie aneb fragmentace habitatů a populací

Snaha vysvětlit radiaci druhů na ostrovech, které si všiml již Darwin, se časem vyvinula v teorii ostrovní ekologie, nebo častěji teorii ostrovní biogeografie (zkracovanou z anglického *Island Biogeography Theory* – IBT). MacArthur a Wilson se v ní věnují možnostem druhů ostrov obsadit a otázce, na co definuje konečný počet druhů ostrova. Stanovují dva zásadní faktory, na kterých jeho diverzita závisí: velikost ostrova a jeho vzdálenost od pevniny. Počet druhů, které se na ostrově udrží, pak omezuje extinkce, negativně korelující s plochou ostrova (MacArthur and Wilson, 1963). Ačkoliv teorie byla původně mířena na ostrovní faunu, lze předpokládat, že stejná pravidla a omezení platí i pro ostrovní floru (Riebesell, 1993) a postupně se začaly principy této teorie aplikovat i na mnoho jiných druhů prostředí, které připomínají ostrovy svou izolovaností a omezenou plochou – od jezer až po hory.

Ačkoliv jsou hory poměrně izolované, ostrovy v moři jsou přeci jenom o něco izolovanější – okolní prostředí horských hřebenů totiž alespoň částečně slouží jako zdroj druhové bohatosti (Itescu, 2019). I přes tuto kritiku jsou ale principy ostrovní ekologie dodnes hojně používané pro studium horských oblastí a podle některých studií mohou dokonce stát za zvýšeným výskytem endemitů i vysokou druhovou diverzitou alpských oblastí (Sklenář et al., 2014). Je ale vhodné aplikovat tyto zákonitosti opatrně.

Teorie ostrovní biogeografie sama o sobě ale není vyčerpávajícím konceptem. Ignoruje několik podstatných vlivů (například efekt okrajů, efekt matrix, interakce mezi organismy nebo externí vlivy), které mají pro diverzitu ostrovů zásadní vliv (Laurance, 2008). Její přínos je oproti tomu nezanedbatelný pro výzkum ostrovům podobným habitatům i fragmentace habitatů a jejího vlivu na biodiverzitu a životní prostředí. Tyto studie díky ostrovní teorii prohlubují naše pochopení obecných evolučních i ekologických principů (Laurance, 2008; Warren et al., 2015).

Během posledních desetiletí se fragmentovanost habitatů a populací těšila výraznému zájmu, ať už z pohledu evolučních biologů, ekologů nebo ochranářů. Jak vyplývá i z výše zmíněných prací v kapitole o extinkci: menší populace, které při fragmentacích habitatu vznikají, jsou náchylnější ke genetickému driftu, efektu hrdla lahve, inbreedingu a nakonec i k vymření (Gavrilets et al., 2000; Young et al., 1996). Některé výsledky studií dokonce naznačují, že fragmentace habitatu nejen zvyšuje rychlost vymírání, ale také snižuje speciaci, ačkoliv vliv na tzv. *background extinctions* nemusí být zřetelný (Birand et al., 2012).

Ani fragmentace habitatů nemusí nutně být jednoznačně používaným termínem. Tento fenomén je výrazně provázaný s jiným – ztrátou habitatu – a může nastat se zachováním plochy daného prostředí, stejně jako může (mnohem častěji) dojít k fragmentaci v souvislosti se ztrátou daného prostředí (tzv. *habitat loss*). Ačkoliv plocha habitatu nám ne vždy umožňuje předpokládat, kolik druhů na jejím základě vymřelo/je ohroženo vymřením, vědci se shodují na významném negativním vlivu spojeném se ztrátou habitatu (Brooks et al., 2002; Fahrig, 2017).

Fahrig (2017) ve své rešerši problematiky následně zdůrazňuje nutnost tyto dva fenomény odlišit a tvrdí, že negativní výsledky, které bývají vlivem fragmentace zaznamenávány, jsou pouze artefaktem ztráty habitatu, zatímco vzácné fragmentace bez ztráty plochy, mají na biodiverzitu až pozitivní charakter.

Takovéto výsledky rešerše jsou bezpochyby zajímavé. Zaujaly i skupinu autorů, kteří review podrobili kritickému zhodnocení a došli k závěru, že takovéto tvrzení není dostatečně podložené důkazy a zdůraznili nutnost dalšího výzkumu (Fletcher et al., 2018). Fahrig se však i v další práci z roku 2020 kloní spíše k tomu, že nevidí jednoznačné důkazy pro obecně přijímanou myšlenku nižší druhové bohatosti u malých, fragmentovaných ploch oproti velkým, celistvým plochám. Připouští ovšem, že je potřeba tento závěr podložit především empirickými studiemi napříč různými habitaty, taxony, prostorovými škálami i typy krajín (Fahrig, 2020). Dobrým nástrojem pro tento výzkum by mohla být podle některých autorů i fraktální geometrie, s jejíž pomocí lze velmi dobře definovat konektivitu fragmentů určitého habitatu a tím určit i izolovanost fragmentů (Olff and Ritchie, 2002), která hraje klíčovou roli v riziku zvýšené extinkce malých populací (jmenovitě vlivem nízkého genového toku, inbreedingu a efektu hrdla lahve).

Nutnost studia fragmentace na odlišných druzích dokládají i výsledky jiné studie, ve které se nepotvrdil vliv fragmentace na zkoumané druhy (Yaacobi et al., 2007). Další výzkum ve směrech naznačených Fahrig (2020) se proto zdá více než oprávněný, obzvláště pro zkoumání fragmentované, často vysoce izolované alpské vegetace (Anthelme and Lavergne, 2018).

3.2. Glaciace

Dalším významným vlivem na biodiverzitu měly klimatické změny během období glaciálů, které se dotkly především vyšších zeměpisných šířek (hlavně severní polokoule). Zkoumání dopadů vzdálených změn klimatu na biotu je ale obtížné, hlavně kvůli problematickému odhalování přesných klimatických podmínek a s nimi spojených speciálních i extinkčních událostí (Svenning et al., 2015).

Druhy byly nuceny se s postupujícím ochlazováním a rozšiřováním kontinentálního zalednění stěhovat spolu se svými vhodnými habitaty směrem k rovníku. To mohlo stát za výraznou izolovaností nejen horských útvarů; horské ledovce mohly během dob ledových dosáhnout až do nížin (Wallis et al., 2016). Je pravděpodobné, že druhy proto přežívaly v tzv. refugiích, které dodnes jsou, alespoň v Mediteránu, klíčovým zdrojem druhové bohatosti a často je řadíme mezi „species hotspots“ (Médail and Diadema, 2009).

Oscilace klimatu mezi dobami ledovými a meziledovými patří mezi významný vliv pojící se s poměrně nedávnou historií naší planety. Je možné, že některé taxony radiovaly právě během glaciálu, zatímco jiné prošly zvýšenou rychlostí speciace až při ústupu ledovců a s tím spojeným odhalením volných habitatů (Wallis et al., 2016). Vznik nových druhů během dob meziledových by na rozdíl od první možnosti nezanechal genetické známky efektu hrdla lahve, a tak jsme schopni tyto dva scénáře u jednotlivých rodů odlišit (Wang et al., 2018).

Zmíněná fragmentace vlivem změn klimatu během pleistocénu bývá v otázce horského prostředí někdy shrnována jako teorie „Flickering Connectivity System“, která se snaží tímto principem vysvětlit současné rozšíření horské vegetace (Flantua and Hooghiemstra, 2018). Vliv glaciálů ale není napříč taxony totožný - zatímco některé radiovaly, jiné během pleistocénu vymřely (Svenning et al., 2015), pravděpodobně proto, že se nezvládly na nové podmínky dostatečně rychle adaptovat. Ty, které se přizpůsobily na chladné klima např. posunem k asexuálnímu rozmnožování, pak mohly být schopné lépe překonávat horské bariéry během dob meziledových a tedy efektivněji rekolonizovat své původní habitaty (Kirchheimer et al., 2018).

Pro šíření se do nových oblastí je potřeba určitá míra schopnosti šířit se (z angl. *vagility*), která se mezi druhy liší a u některých je pro navrácení se na své původní rozšíření po ústupu ledovce nedostatečná. Druhy, které nejsou proto schopny rekolonizace, tak chybí v některých oblastech, kde se původně mohly vyskytovat. Tento mechanismus by mohl vysvětlit nižší diverzitu severských hor oproti jejich původnímu stavu před glaciály i oproti oblastem blíže rovníku a podílet se tak na vytvoření výše zmíněného latitudinálního gradientu - minimálně v otázce evropské alpské flóry, jak navrhuje Lenoir et al. (2010).

3.3. Zvýšený stres

Rostliny horské vegetace mohou být ovlivňovány širokou škálou abiotických i biotických stresových faktorů. Mezi ty biotické lze zařadit například okus – tedy pastvu, jejíž dopady jsou zkoumány napříč horskými oblastmi již několik desítek let (např. Bock et al., 1995; Scherrer and Pickering, 2001; Stohlgren et al., 1999). Významné jsou ale i abiotické faktory, které mohou limitovat růst alpínských rostlin: délka vegetační sezóny, nízké i vysoké teploty, nízká vlhkost vzduchu, nedostatečné množství vody a živin v půdě, vysoký osvit, UV, vysoká koncentrace H^+ nebo Ca^{2+} iontů v půdě a v neposlední řadě i nestabilita substrátu nebo vítr (Körner, 2003).

Kammer and Möhl (2002) ve své studii zkoumali zmíněné abiotické faktory ve snaze najít oporu dvěma významným ekologickým teoriím: *Intermediate Stress Hypothesis* (ISH) a *Inetermediate Disturbance Hypotesis* (IDH), které se obě zabývají druhovou bohatostí. Zatímco hypotéza středního stresu tvrdí, že největší druhovou bohatost nalezneme v průměrně stresovaných společenstvech, hypotéza střední disturbance vysvětluje nejvyšší druhovou bohatost středními hodnotami disturbancí. Ačkoliv výsledky podpořily obě z těchto hypotéz, Kammer and Möhl (2002) upozorňují na to, že pouze jejich společným působením lze druhovou bohatost rostlin na horách vysvětlit dostatečně přesně – kloní se tedy k *hypotéze dynamické rovnováhy*. Nejvýraznější vliv ze stresových faktorů přisuzují délce období se sněhovou pokrývkou, ovlivňující sněhová výležiska (snow-beds). Vítr, pohyby a úživnost půdy se umístily přibližně na stejném místě. Menší vliv pak měly faktory jako vlhkost vzduchu a půdy, pH půdy, UV i sluneční radiace a koncentrace protonů a vápenatých kationtů. Nejméně významným stres pro vysokohorskou vegetaci byly vysoké teploty a zamokření (Kammer and Möhl, 2002).

Těmto výsledkům oponuje článek z roku 2006, kde se podle autorů ani IDH ani ISH neprokázala jako koncept vhodný pro vysvětlení diverzity horské vegetace (Vonlanthen et al., 2006). Podle jejich výsledků 82% veškeré diverzity lze vysvětlit pouze maximální teplotou a pH půdy, přičemž tyto faktory Kammer a Möhl nepovažovali za příliš významné. Pro úplné pochopení vlivů stresových podmínek a disturbancí na alpínskou vysokohorskou flóru proto bude potřeba dalšího výzkumu.

4. Diverzita alpské vegetace mírného a tropického pásu

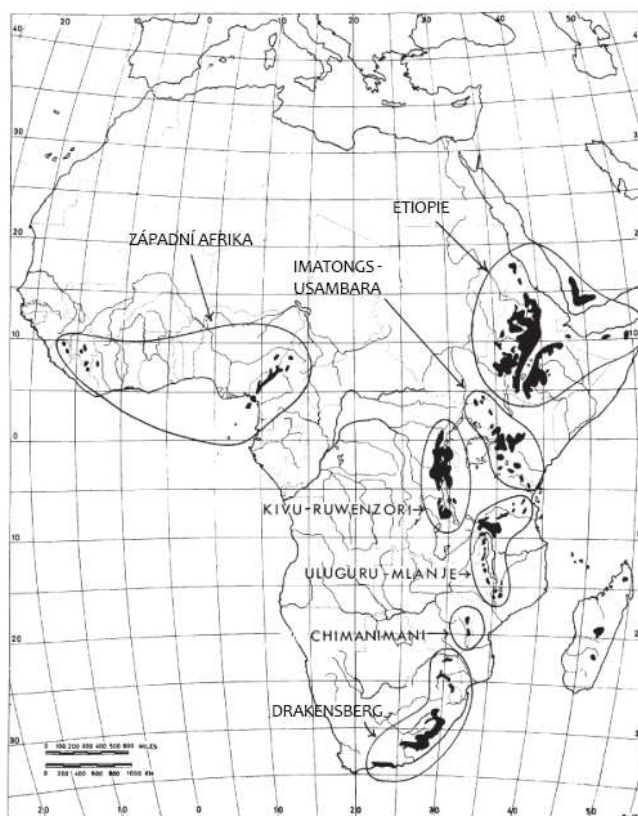
Stěžejním tématem práce je na základě současných poznatků rozhodnout o diverzitě jednotlivých pohoří a zjistit, zda se i nad hranicí lesa můžeme setkat s fenoménem latitudinálního gradientu diverzity. Již bylo probráno, jaké faktory mají na tento gradient vliv, i to, jaké mechanismy ovlivňují speciace, extinkce a současnou diverzitu (historický vývoj především během glaciací, stresové faktory, disturbance apod.) a lze proto konstatovat, že rozhodnutí o gradientu v alpských pásmech horských pohoří napříč světadíly, není snadné. Komplikuje to i fakt, že horské útvary se mezi sebou liší geomorfologií i klimatem (Ozenda and Borel, 2003), a nelze proto výsledky studií provedené například ve východních Alpách obecně vztahovat na všechny horské oblasti světa.

V této kapitole budou představena prostředí vybraných horských útvarů tropů a oblastí subtropů až temperátu, diverzita cévnatých rostlin alpského pásu se základními informacemi o oblastech s cílem nalezení obecného trendu latitudinálního gradientu diverzity nad hranicí lesa. Geologické stáří, historický vývoj a klima, které mají vliv na diverzitu živočichů horských oblastí (Antonelli et al., 2018), budou též zmíněny.

Rozdělení vybraných hor do vegetačních pásů je následující: do tropických oblastí budou řazeny hory východní a západní Afriky, tropické Andy a pohoří na Nové Guinei do oblastí subtropů až temperátu budou řazeny Himaláje a do oblastí mírného pásu Alpy a Skalisté hory (na základě Nagy and Grabherr, 2009)

4.1. Pohoří tropické Afriky

Africká horská vegetace, též nazývaná afromontánní, je díky své izolovanosti naprosto unikátní (Chala et al., 2017; Gehrke and Linder, 2014; Smith and Cleef, 1988; White, 1978). White (1978) dokonce mluví o samostatném fytoregionu, který dělí na sedm oblastí horských celků vyskytující napříč celou Afrikou (Obr. 1). Věnuje se i flóře nad hranicí lesa u tropických hor Afriky, neboli afroalpínské vegetaci (termín z angl. „*afroalpine*“ byl použitý již Herbergem (Hedberg, 1955) v souvislosti s klimatem alpského pásma). Ta je definována především rozdíly teplot mezi dnem a nocí, kdy během noci může teplota



Obr. 1: Sedm oblastí horské vegetace, které podle White (1978) tvoří samostatný fytoregion; přeloženo a převzato z White (1978).

klesnout až pod bod mrazu (Gehrke and Linder, 2014; Hedberg, 1970; Niemelä and Pellikka, 2004; White, 1978).

Sezonalita těchto „pravých alpských oblastí“ v tropickém pásu je malá (Gehrke and Linder, 2014; White, 1978) a je to i důvod vyčlenění některých oblastí například Dragensberg v jižní Africe, které White (1978) do afroalpínské zóny ještě alespoň z části počítá, ale Gehrke a Linder (2014) už ne, a to i přes to, že sami přiznávají, že se některé prvky vysokohorské africké vegetace vyskytují i jižněji. Afroalpínskou zónu v úzkém slova smyslu pak nacházíme pouze na nejvyšších afrických vrcholech (Hedberg, 1964) na západě a na východě kontinentu, a to na 14 horách (Gehrke and Linder, 2014) s velmi různorodým stářím – od 40 miliónů až po milion let, i méně (stále aktivní sopky; de Deus Vidal and Clark, 2019; Gehrke and Linder, 2014). Podmínkami se příliš neliší od andských *páramos* (Gehrke and Linder, 2014; Sklenář et al., 2011), snad až na svou rozlohu a topografii hor (van der Hammen, 1974; Hedberg, 1992).

Alpínské pásmo je nejmladším habitatem celé Afriky (Harmsen et al., 1991), obdobně jako v Andách a obecně ve všech oblastech horských prostředích. Ačkoliv podle některých zdrojů historický věk vrcholů v Africe není příliš významným ukazatelem pro diverzitu (de Deus Vidal and Clark, 2019), jiní autoři ve svých pracích uvádějí data naznačující sníženou druhovou bohatost mladších afrických hor (Hedberg, 1992).

Nadmořskou výšku hranice lesa určuje klima i typ půdy. Výskyt alpínské zóny se proto může lišit i v rámci různých svahů jedné hory (Hedberg, 1955), a to nejen v Africe. Není proto překvapivé, že hranice alpínské vegetace v Africe není mezi autory jednotně stanovená. Zatímco Gehrke a Linder (2014) počítají alpínskou zónu nad 3200 m n. m., Hedberg (1955) ji stanovuje přibližně na 3500 metrů a jiné práce ji nacházejí dokonce až v elevacích nad 4000 metry (Niemelä and Pellikka, 2004).

Pokud budeme počítat s prostřední hranicí, tedy tou navrženou Hedbergem okolo 3500 metrů, pak je plocha africké alpínské zóny přibližně 3500 km². S méně přísnou hranicí (3200 metrů) to může být i o 1000 km² více (de Deus Vidal and Clark, 2019). K vývoji alpínské vegetace zřejmě docházelo již od miocénu v souvislosti s postupným výzdvihem hor vlivem vulkanické činnosti (de Deus Vidal and Clark, 2019). Stopy recentní vulkanické činnosti sníženou diverzitou alpínského pásu oproti očekávané vzhledem k velikosti alpínské plochy a elevaci najdeme například na Mt Cameroon (Gehrke and Linder, 2014).

Nejvíce zastoupené čeledě (nad 3200 m) jsou: Asteraceae (26 % alpínské druhové diverzity), Poaceae (11 %), Fabaceae a Rosaceae (obě 5 %) a nad 3600 m jsou to opět Asteraceae (28 %), Poaceae (21 %) a Rosaceae (8.5 %). Mezi nejvýznamnější rody pak řadíme *Senecio*, *Alchemilla*, *Dendrosenecio*, *Lobelia* a *Helichrysum* (Gehrke and Linder, 2014).

Celkově Gehrke a Linder napočítali v alpínském pásu 521 druhů ve 191 rodech a 50 čeledích, zatímco například Sklenář a kolektiv (2014) napočítali pouhých 371 druhů ve 141 rodech a 44

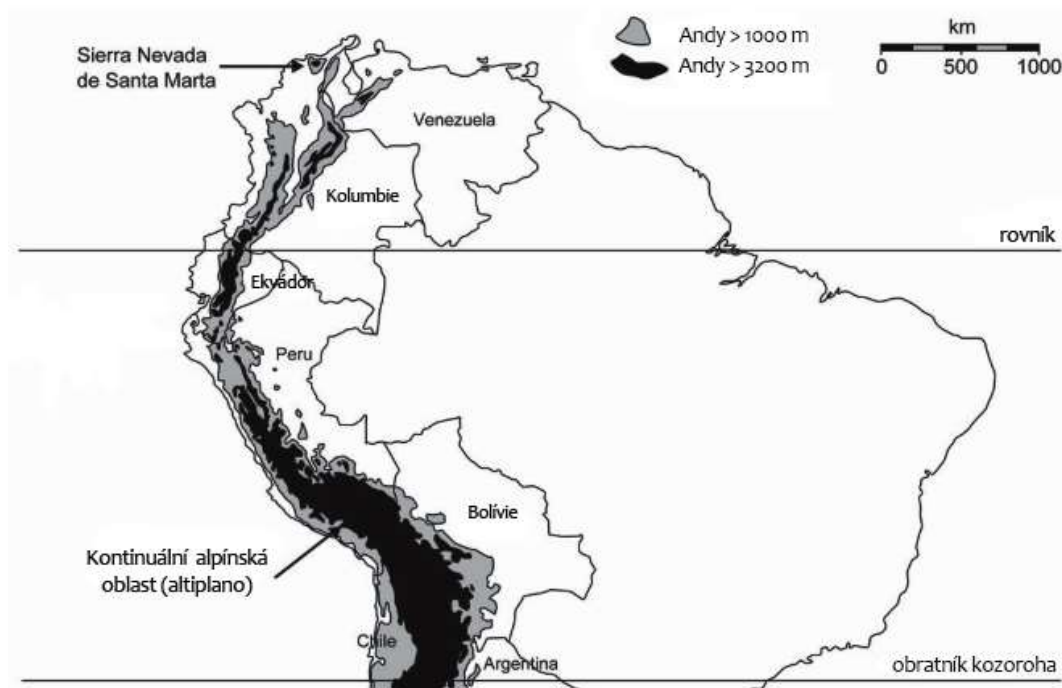
čeledích. Gehrke a Linder tuto odlišnost vysvětlují rozdíly ve vymezení alpínského pásma. Obě práce se ale shodují na poměrně nízké diverzitě oblastí oproti jiným tropickým oblastem (nejspíš vlivem menší plochy alpínských oblastí) a na vysokém procentu endemismu (de Deus Vidal and Clark, 2019). Některé studie nacházejí v alpínském pásu východní Afriky až 80% endemismus (Hedberg, 1969). Takto vysoká hodnota bývá dávána do souvislosti s izolovaností afrických vrcholů (Gehrke and Linder, 2014; Sklenář et al., 2014), ale podle novějších studií, včetně již zmiňovaného článku z roku 2019, není izolovanost hor až tak výraznou bariérou pro šíření rostlin, jak se předpokládalo.

Během období glaciálů zde docházelo ke změnám klimatu – hlavně vlivem odlišné distribuce srážek a změn teplot. Alpínská vegetace tak mohla sestoupit až o 1000 metrů (Chala et al., 2017). To velmi pravděpodobně umožnilo šíření některých typů rostlin. Konkrétně jde například o temperátní druhy – tedy o rostliny s takovými vlastnostmi, kdy pokles elevace vegetačních pásem o jeden kilometr jejich šíření umožnil (v kontrastu k tvrzení Gehrkeho a Lindera 2014). Výsledky ale současně naznačují, že i přes významné změny klimatu, které podstatně ovlivnily diverzitu druhů, nebyla pro přibližnou třetinu alpínských endemitů ani v dobách ledových možnost využití migračních koridorů příliš významná (Chala et al., 2017). Některé studie dokonce tvrdí, že původ temperátních druhů v afroalpínském pásu tropů pochází z Kapské oblasti (Galley and Linder, 2006), nikoli přímo ze severní polokoule. Tyto překvapivé charakteristiky rozšíření afroalpínských druhů naznačují opakované migrační události a dlouhodobě stimulují výzkum mechanismů disperze a historického vývoje oblasti (Gehrke and Linder, 2011; Harmsen et al., 1991; Morrison and Hamilton, 1974; White, 1978). Situaci komplikují prokázané případy druhů, které se do oblasti Afriky dostaly z temperátních oblastí patrně ještě před pleistocénem (Gizaw et al., 2016) a jasně tak ilustrují, že vysvětlit historii disperzí a speciací v afroalpínském pásmu nebude jednoduché.

4.2. Tropické Andy

Andy jsou po Himalájích druhým nejvyšším pohořím světa. Rozpínají se v poledníkovém směru po celém západním pobřeží Jižní Ameriky. Mají délku až kolem 9000 km a ve svém nejširším bodě mohou dosahovat až 720 km (Graham, 2009). Ačkoliv počátky vrásnění datujeme do pozdního kenozoika, na vývoji And do stavu, jaký známe dnes, se podílelo mnoho komplikovaných orogenetických procesů, včetně vulkanismu, až do pliocénu (Graham, 2009; Gregory-Wodzicki, 2000).

Alpínské pásmo se v Jižní Americe dělí na tři typy – nejsevernější, vlhké tropické páramo (Obr. 2) s předpokládanou rozlohou až 35000 km² (Peyre et al., 2015), sušší *punu* v centrální Jižní Americe a nejjižnější temperátní Andy s výraznou sezonalitou, které bývají označovány jako *austral-alpine* oblasti – zde též jako jižní alpínské pásmo (Simpson and Todzia, 1990).



Obr. 2: Mapa tropických And od Sierra Nevada de Santa Marta k obratníku kozoroha. Tropické alpské oblasti nad 3200 m vyznačeny tmavě. Převzato z Anthelme et al. (2014), přeloženo.

Oblastí zájmu této práce bude tropické páramo, které je s více než 3500 druhy nejbohatší alpskou oblastí And Jižní Ameriky (Simpson and Todzia, 1990). V Jižní Americe se alpská pásma nacházejí pouze 5-3 miliónů let (Graham, 2009) a teprve před 1-2 miliony se na vrcholcích vytvořila prvotní „alpská“ vegetace označována jako „*protopáramo*“, ze které se vyvinula dnešní vysokohorská flóra rovníkových And (Van der Hammen and Cleef, 1986). I tato oblast byla (stejně jako alpská pásma v Africe) ovlivněna klimatickými změnami během pleistocénu – především ochlazováním, oscilací teplot a poklesem srážek (Graham, 2009). Vegetační zóny klesly až o 1500-2000 metrů a některá jindy izolovaná alpská společenstva se mohla propojit. Alpská vegetace tak zabírala několika násobně větší rozlohu než v současnosti, kdy nacházíme hranici lesa obvykle mezi 3500-4000 metry (Van der Hammen and Cleef, 1986). Oproti tomu v dobách meziledových mohl vegetační pás lesa vystoupit až o 400 metrů výš než se nachází dnes (Van der Hammen and Cleef, 1986) a habitat alpských druhů se tak výrazně fragmentoval. To ovlivnilo speciální a extinkční procesy (Flantua et al., 2019), které zapříčinily nejen současnou vysokou druhovou diverzitu, ale i poměrně nízkou míru podobnosti druhového složení mezi jednotlivými vrcholky párama ve srovnání s jinými alpskými oblastmi tropických pohoří (Sklénář et al., 2014).

Za mimořádnou druhovou bohatostí ale může stát i jiný mechanismus: díky své poledníkové orientaci Andy propojují téměř všechny vegetační pásy – i ty z vyšších zeměpisných šířek, a mohou tak fungovat jako migrační koridory pro prvky temperátní flóry, k čemuž prokazatelně v minulosti docházelo (Sklénář et al., 2011).

V páramu v rovníkových And, které bude nadále označováno jako tropické Andy, nalezneme více než 500 rodů a 3500 druhů (Luteyn, 1999), z čehož až 242 rodů vegetace alpského pásma je primárně součástí andských horských lesů nebo (sub)alpínských habitatů jinde než v tropických Andách. Skoro polovina druhů párama je odvozena ze skupin majících původ a těžiště výskytu v temperátu – výrazně častěji ze severní polokoule než z polokoule jižní (Sklenář et al. 2011). Ve zkoumané skupině těchto temperátních rodů bylo asi 31 druhů párama ze severní temperátní oblasti, oproti 13 druhům z jižních oblastí, což v Andách dokládá výrazně úspěšnější speciaci ve skupinách původem ze severní polokoule (Sklenář et al., 2011). Nejvíce zastoupené jsou čeledi Asteraceae a Poaceae (Simpson and Todzia, 1990).

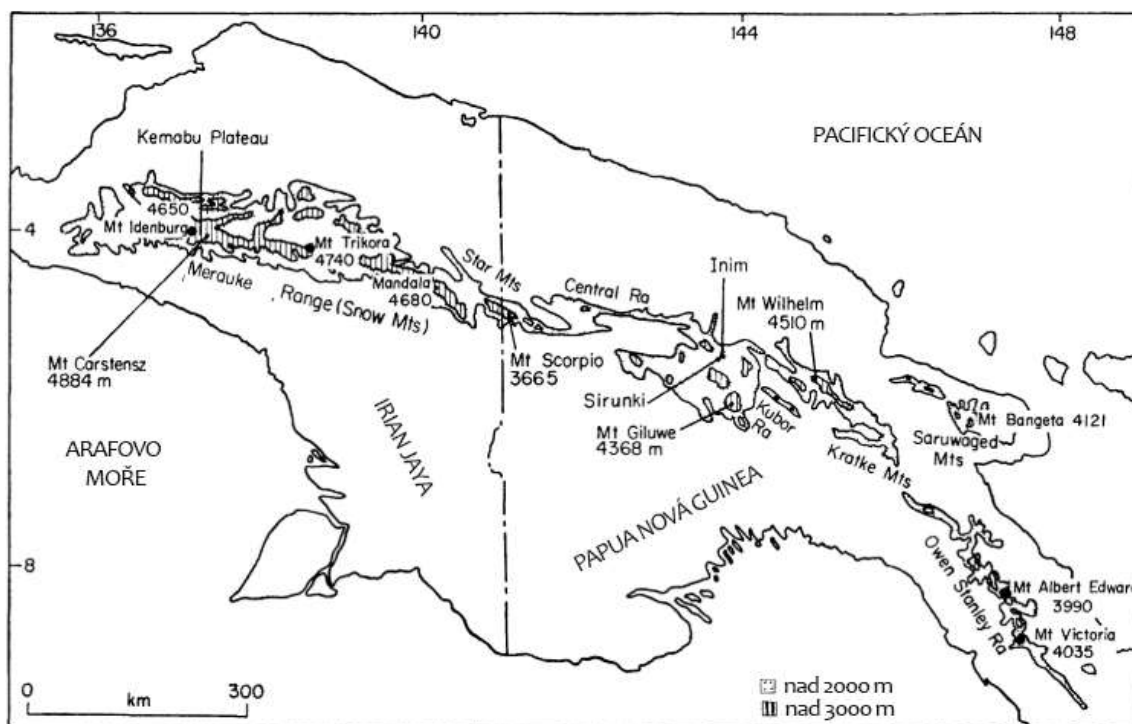
Druhy se mohly do alpského pásma šířit i z tropických nížin – pokud se dokázaly přizpůsobit na (pro oblasti nad hranicí lesa typické) poklesy teplot pod bod mrazu. Celé tři pětiny cévnatých rostlin současné diverzity párama tvoří právě rostliny, které tuto adaptaci z tropických nížin zvládly (Sklenář et al., 2011). Endemiti pak tvoří až 60 % alpínských druhů (Luteyn, 1999).

4.3. Tropická pohoří na Nové Guinei

Nová Guinea je výrazně provázaná historií svého vzniku s okolními ostrovy i s Austrálií, a proto je podle některých autorů vhodné uvažovat historický vývoj celé oblasti dohromady (Green and Stein, 2015; Raven and Axelrod, 1972; Smith, 1981). Jelikož zde ale není dostatečný prostor na okomentování vysokohorské vegetace všech částí australasijské oblasti, vybrala jsem pro porovnávání vegetací alpského pásu Novou Guineu kvůli mimořádné délce komplexu pohoří (okolo 1200 km; Prentice et al., 2011) a výšce hor, která často přesahuje 4000 metrů nad mořem.

Ostrov Nová Guinea se rozkládá na severovýchod od Austrálie a dělí se na dvě části (Obr. 3): východní část Papua Nová Guinea (zkracováno zde na PNG) s nejvyšším bodem Mt Wilhelm (4510 m) a Západní Novou Guineu (Západní Papua, též Irian), jejíž nejvyšší bod (a současně i nejvyšší ostrovní hora světa) Mt Jaya, též Carstensz nebo Puncak Jaya, měří 4884 metry (Prentice et al., 2011) a podle Hope (2014) dokonce až 4945 metrů.

Současná plocha alpského pásma je pro Novou Guineu určena na asi 3350 km² – oproti více než 17 000 km² během glaciálů (Hope, 2014) je to jen zlomek. Podle jiných studií je celková plocha alpského pásu o něco vyšší (při hranici lesa 3600 m n. m.): skoro 3500 km², z čehož přibližně 3100 km² alpského habitatu se nachází na východní části ostrova a okolo 390 km² na horách v Papua Nové Guinei (Prentice et al., 2011).



Obr. 3: Hory na Nové Guinee, odlišeny dle nadmořské výšky. Převzato z Hope (1976), upraveno.

Vyvrásnění těchto pohoří a posun Nové Guinei do tropického pásu byl v historii vázán na oddělení australské desky od Antarktidy během třetihor a následnou srážku s asijskou deskou (podrobněji např. v Audley-Charles, 1991). Vysokohorské prostředí se zřejmě vyvýšilo během plio-pleistocénu – horské hřebeny jsou tedy poměrně mladé (maximálně několik milionů let) a vegetace alpského pásu tomuto předpokladu odpovídá (Smith, 1977). Podle jiných autorů se ale mladý věk hor v oblasti Oceánie na diverzitě nepodepsal – diverzita podle nich spíše odpovídá ploše (Green and Stein, 2015).

Během čtvrtohor měly na horské prostředí významný vliv klimatické změny. Ledovce se na horách vyskytovaly pravděpodobně před 22000 lety až do období kolem 14 000 let př. n. l. (Hope, 1976). Okolo 17 000 př. n. l. dosahovalo poslední zalednění na Nové Guinei největšího rozsahu a hranice lesa byla na svém historickém minimu (Bowler et al., 1976) - alespoň o 1000 metrů méně než dnes (Hope and Golson, 1995), kdy se hranice hor Nové Guinei udává přibližně mezi 3600 až 4000 m n. m (Hope, 2014). Vhodné klimatické podmínky pro alpskou vegetaci se tak během glaciálů vykytovaly i na horách, které by dnes do alpského pásma nespádaly, což mohlo ovlivnit šíření druhů zkrácením disperzní vzdálenosti mezi vrcholky (Holloway, 1970). Od 10 000 př. n. l. se hranice lesa začala zvyšovat, až se nakonec vyskytovala téměř v současné nadmořské výšce (Bowler et al., 1976). Podle některých autorů se hranice lesa před 8000 lety vyskytovala ještě výše než dnes, až ve 4000 m n. m. (Hope, 1976).

Celkem zde najdeme přes 1100 druhů rostlin v 226 rodech (Johns et al., 2006). Hope (2014) ve své práci podrobně uvádí příklady druhů typických pro jednotlivé typy společenstev alpínského pásma (např. travníky a vysokohorskou tundru). Na PNG mezi druhově bohaté zástupce alpínské vegetace patří např. rod *Rhododendron* (van Royen, 1980; Sklenář et al., 2014).

Smith (1977) provedl podrobnější studii vysokohorské vegetace hory Mt Wilhelm, do níž započítal kromě „pravých alpínských ploch“ i druhy bezlesí, které se často vyskytují nad 2500 metrů, a druhy rostoucí na hranici alpínského prostředí s lesem. Dospěl ke 202 druhům ve 135 rodech s poměrně málo endemity, z nichž je 182 druhů (ve 107 rodech) původních a 30 nepůvodních. Následně rozdělil složení alpínské květeny podle původu do 3 kategorií: (1) druhy původní, velmi staré, původem ještě z Gondwany, (2) druhy původem z jiných oblastí světa (např. z Eurasie), kterých je naprostá většina – 147 druhů v 87 rodech a (3) druhy „cizí“, které velmi pravděpodobně zavlekl do Nové Guinei člověk, a to především během posledních 50 let. Lze předpokládat, že toto dělení bude platit i pro ostatní horská prostředí světa. Při řešení diverzit horských oblastí bychom proto neměli opomíjet vliv geografie, který podle některých autorů může z většiny nebo téměř až kompletně vysvětlit současné rozšíření vegetace na horách Nové Guinei (Smith, 1975).

Ačkoliv se zdá, že na Nové Guinee nedocházelo na rozdíl od jiných oblastí světa k využití alpínských pásem k pastvě, vliv člověka na krajinu se projevil například časnými požáry dochovanými už od roku 6500 př. n. l.

4.4. Skalisté hory

Alpínské pásmo Skalistých hor se vyskytuje přibližně v pásu hor od Aljašky až po Nové Mexiko o délce 5100 km (Billings, 1988 podle Bowman and Damm, 2002). Tvoří ho soubor téměř souvislých pohoří, která se od sebe liší nadmořskou výškou, vzájemnou vzdáleností, vzdáleností k arktickému pásu a historickým vývojem. Odlišná jsou i ve změnách klimatu během pleistocénu (Brouillet and Whetstone, 1993 podle Bowman and Damm, 2002), které mohly výrazně ovlivnit současnou diverzitu rostlin a její rozšíření (Billings, 1978).

Skalisté hory byly vyvrásněny během Laramického vrásnění v křídě a na začátku třetihor (Bird, 1988; English and Johnston, 2004; Maxson and Tikoff, 1996). Bývají děleny do čtyř celků: (1) nejsevernější provincie okolo Brooksovo pohoří, (2) severní, (3) centrální a (4) jižní Skalisté hory (Obr. 4; Brouillet and Whetstone, 1993 podle Bowman and Damm, 2002). Nejsevernějším částem Skalistých hor zde pro poměrně málo prozkoumanou diverzitu především oproti centrálním a jižním oblastem nebude věnována pozornost.

Endemismus, který se u jižních Skalistých hor pohybuje od 3 % druhů (severnější části) k 7 % (jižnější části) je ve srovnání s jinými horami (např. Sierra Nevada – 17 % endemismus) stále poměrně malé číslo. Lze proto usuzovat že Skalisté hory nebyly v historii dostatečně izolované (Bowman and Damm, 2002; Hadley, 1987), a to ani během pleistocenního zalednění (Pierce, 2003), které podle některých autorů bylo ze všech oblastí Skalistých hor a Sierra Nevada největší právě na periferii Velké pánve (Billings, 1978).

Hadley (1987) ve studii provedené na 13 horských hřebenech napříč Skalistými horami nalezl v alpínské flóře kombinované s prvky vegetace ekotonu na hranici alpínské a subalpínské zóny 619 druhů ve 192 rodech a 44 čeledích, přičemž podobnost složení květeny mezi vrcholy se pohybovala od přibližně od 27 do 83 %. Toto vysoké číslo lze vysvětlit myšlenkou zmíněnou už v Billings (1978): pokud během dob ledových klesla hranice lesa, mohlo dojít ke snížení vzdáleností mezi jednotlivými alpínskými habitaty, podobně jako na Nové Guinee (pozn. autorky – více viz podkapitola 4.3).

Studie provedena v roce 2014 v oblasti jižních Skalistých hor počítala s hranicí lesa od 3350 metrů k 3540 m n. m. na severní části hor v Novém Mexiku. Bylo nalezeno 581 druhů ve 213 rodech a 50 čeledích, z toho 37 druhů endemických pro danou oblast alpínského pásma a jeho ekotonu (Fowler et al., 2014), což zapadá do závěrů většiny podobných studií. Flower et al. (2014) i Hadley (1987) se shodují na tom, že většina taxonů nalezených v oblasti Skalistých hor se zde vyskytuje výrazně častěji než v jiných vegetačních oblastech (Fowler et al., 2014; Hadley, 1987).

Většina druhů vegetace Skalistých hor pochází z holarktické květenné oblasti (Hadley, 1987). Billings (1973) uvádí příklad pohoří Beartooth mountains, kde je až 45 % druhů shodných s Arktidou. Druhy tohoto původu se postupně směrem do jižních oblastí Skalistých hor rozrůžňovaly, zřejmě vlivem zvětšující se geografické izolace jednotlivých horských hřebenů (Obr. 4) a delšího časového období, během kterého mohlo k jejich speciaci dojít (Hadley, 1987). Podle některých autorů do flóry (alespoň v otázce vegetace jižních Skalistých hor) přispívala i květena střední Asie (Weber, 2003).



Obr. 4: Biogeografické provincie Skalistých hor. BR = provincie Brooks Range; S = severní, C = centrální, J = jižní Skalisté hory. Převzato z Bowman and Damm (2002), originál z Brouillet and Whetstone (1993); upraveno.

4.5. Alpy

Alpy byly vyvrásněny následkem kolize evropské a africké desky v jižní části centrální Evropy a jejich vývoj do současné podoby probíhal od křídý až do třetihor (Schmid et al., 2004; Tricart, 1984; Trümpy, 1960; cf. Van Bemmelen, 1973). Stejně jako zbytek Evropy i vývoj vegetace Alp během čtvrtohor poznamenaly opakované doby ledové (podrobněji např. v review Ivy-Ochs et al., 2009). Zatímco některé druhy lokálně vymřely a přežívaly v refugiích, u jiných docházelo k přizpůsobení a *in situ* speciaci (Stehlik, 2003). Rozdíly v těchto historických vývojových událostech se projevily nejen v druhové diverzitě, ale i v genetické variabilitě populací, včetně alpských druhů (Ehrich et al., 2007; Schönswetter et al., 2005).

Během glaciálů klesala hranice lesa a v celé Evropě pravděpodobně došlo k nárůstu plochy alpských oblastí (Birks and Willis, 2008). V období mezi 8700 a 5000 lety př. n. l. se oteplilo, a hranice lesa byla na svém historickém maximu (Wick and Tinner, 1997) – asi o 350 metrů výš, než je dnes (Talon, 2010). Poté klesla přibližně na dnešní úroveň (Wick and Tinner, 1997), která v současnosti spadá do rozpětí 2200-2900 m n. m. (Ozenda and Borel, 2003). Na některých místech může být vlivem člověka hranice lesa uměle snížena až o 300 metrů (Ozenda and Borel, 2003; Talon, 2010). Tato hranice se liší i podle podmínek – například ve francouzských Alpách může být až 2700 metrů, ale jen na jižních svazích (Talon, 2010), proti tomu ve východních vápencových Alpách je hranice alpského pásu *sensu stricto* v 1700-1800 m n. m. (Dullinger et al., 2000). Dá se proto předpokládat, že 15 000 km² plochy alpského pásma (Ozenda and Borel, 2003) je velmi pravděpodobně pouze přibližný údaj.

Alpy jsou označovány jako „*diversity hotspot*“ Evropy pro jejich vysoký endemismus a druhovou bohatost (Smyčka et al., 2018). Celkově se v Alpách vyskytuje asi 750–800 druhů alpských rostlin, z nichž asi 270 je endemických (Ozenda and Borel, 2003). Nejvíce endemitů v alpském pásu obsahují rody *Campanula*, *Gentiana* (s. l.), *Primula*, *Salix* a *Saxifraga* (Pawlowski, 1970 převzato z Ozenda and Borel, 2003).

4.6. Himaláje

Himaláje jsou rozsáhlé pohoří subtropického až temperátního pásu (Miehe, 2003) o rozloze okolo 650 000 km² (Anonymous, 1989; Lal et al., 1991) a jejich vrásnění probíhalo od proterozoika až do přelomu křídý a třetihor (Powell and Conaghan, 1973; Saxena, 1971). Alpské oblasti z toho zabírají přibližně plochu 170 000 km² (Anonymous, 1989; Lal et al., 1991).

Na základě geologického vývoje oblast dělíme na tibetskou a himalájskou (Saxena, 1971). Ty lze dále členit na čtyři latitudinální pásy: (1) vnější Himaláje vysoké průměrně 900-1200 m, (2) menší Himaláje s výškou průměrně okolo 4300 m, (3) centrální Himaláje s výškou i nad 6000 m a (4) Tibetské Himaláje (Krishnaswamy and Swaminath, 1965 podle Saxena, 1971). Někdy se lze

setkat i s rozdělením na Karakoram, západní, centrální a východní Himaláje (Obr. 5; Panday et al., 2011). Současnou výšku pohoří získalo během posledních 10 až 20 miliónů let výzdvihem Tibetské náhorní plošiny až o 2000 metrů (Molnar, 1989). Během pleistocénu měly na zdejší prostředí vliv nejméně tři glaciální cykly (Le Fort, 1975), z nichž nejvýznamnější zalednění nastalo okolo 6300 př. n. l. (Pant et al., 2005). Himaláje mimo to měly zásadní vliv na cirkulaci vzduchu a distribuci srážek: jejich vyvýšení umožnilo monzunový režim (Zhisheng et al., 2001), což mohlo mít výrazný dopad na biotu Himalájí, především v kombinaci se čtvrtohorními změnami klimatu.



Obr. 5: Rozdělení Himalájí na východní, centrální, západní a na pohoří Karakoram; převzato z Panday et al. (2011), upraveno.

V současnosti se hranice alpínské zóny pohybuje v západních Himalájích okolo 4800 m n. m – pravou (sub)alpínskou vegetaci tak lze najít pouze v nejvyšších údolích severního Bhútánu a Nepálu (Miehe, 2003). Jiné zdroje ale uvádí existenci alpínského pásu okolo 3300 metrů na východu k 3800 metrům v západní části (Rawat, 2007).

Alpínská vegetace východních Himalájí obsahuje okolo 1200 druhů (Rawat, 2007, 2012). Podle Rawat (2007) jsou alpínské oblasti západních Himalájí druhově bohatší a nachází se zde okolo 1800 druhů, z nichž asi 135 je endemických - cca 7,5 % (Rawat, 2012). Jiné zdroje uvádí počet druhů nižší až o několik stovek. Körner (2003) z 1500 druhů zmíněných v květeně Polunin a Stainton (1984) nalézá pouze 830 druhů v alpínské zóně západních Himalájí nad 3900 metrů, přičemž celková květena alpínské oblasti střední Asie může být dvakrát až třikrát bohatší (Körner, 2003).

Vegetace alpínského pásu má pravděpodobně původ ve střední Asii a částečně zřejmě i v Severní Americe (Weber, 2003). Mezi často zastoupené a druhově bohaté rody patří například *Androsace*, *Corydalis*, *Danthonia*, *Deyeuxia*, *Gentiana*, *Kobresia*, *Saxifraga*, *Sedum*, *Rheum* a *Rhododendron* (Miehe, 2003; Rawat, 2007).

Himalájské alpínské oblasti jsou dlouhodobě výrazně užívány člověkem k pastvě (stejně jako v Alpách) a ke sběru léčivých bylin (Kala and Ratajc, 2012), ale i jako turistická destinace (Miehe, 2003). Turismus přitom může způsobit výraznou degradaci habitatu (Byers, 2005). Kromě antropogenních vlivů je vysokohorské prostředí Himalájí ohroženo i změnou klimatu, a to stejnou měrou, nebo dokonce i více, než v Evropě (Salick et al., 2014).

Tab. 1: Shrnutí základních informací o alpínském pásu a druhové diverzitě cévnatých rostlin jednotlivých pohoří*.

Pohoří	Afrika	Andy	Nová Guinea	Skalisté hory	Alpy	Himaláje
Podnebí	Tropy	Tropy	Tropy	Mírný	Mírný	Subtropy/mírný
Ø hranice lesa [m]	3500	3500-4000	3600	3400	2500	3300-4800
Plocha alp. pásu [km ²]	3500	35000	3350-3500	?	15000	170000
Počet druhů	370-500	3500	1100	581-619	750-800	1200-1800
Podíl endemitů	80 %	60 %	?	3-7 % ¹	34 % ²	7,5 % ³

¹ 3-7 % endemitů Skalistých hor platí pro druhově nejbohatší oblasti – jižní Skalisté hory

² 34 % endemitů u Alp vychází z počtu 270 endemitů ze 750-800 druhů.

³ 7,5 % endemitů platí pro oblasti západních Himalájí na základě 1800 druhů

*Zdroje informací viz kapitola 4 a příslušné podkapitoly 4.1, 4.2, 4.3, 4.4, 4.5 a 4.6. Vliv glaciálů se vyskytoval u všech vybraných pohoří, proto je z tabulky pro přehlednost vyjmut. (?) značí neznámé údaje

5. Shrnutí výsledků a diskuze

Pro odlišnosti v analýze dat u jednotlivých studií a typicky omezenou rozlohu zkoumaných oblastí docházím k závěru, že pouze na základě provedené rešerše nelze o (ne)existenci gradientu v alpínském pásu rozhodnout (Tabulka 1). Porovnání druhové diverzity dále komplikují odlišné přístupy autorů k termínům, jak ilustruje příklad africké alpínské oblasti, kde Gehrke and Linder (2014) počítají s druhy nad 3200 m, zatímco Hedberg (1955) pracuje až s hranicí lesa okolo 3500 m n. m. Problémy způsobuje i dlouhodobě nedostatečné prozkoumání diverzity druhů některých alpínských oblastí, obzvláště patrné např. u Himalájí (Miehe, 2003). Zapomínat bychom neměli ani na významné již zmiňované faktory, které vegetaci alpínského pásma ovlivňují, ale jsou velmi obtížně kvantifikovatelné: jmenovitě se jedná o podloží, klima, historický vývoj alpínského pásu a hospodaření. Oproti tomu potíže s metodicky odlišným přístupem by bylo možné odfiltrovat poměrně snadno, a to zavedením jednoznačně definovaných termínů. Problematickou závislostí diverzity na velikosti studované plochy někteří autoři, např. níže diskutovaný Lenoir et al. (2010), vyřešili využitím primárních vegetačních snímků alpínských oblastí, čímž tuto závislost odfiltrovali. Metodicky jednotné snímkování po delší časové období napříč všemi významnými horskými pohořími by ale bylo logisticky, finančně i časově velice náročné, a proto není překvapivé, že se v otázce diverzity rostlin alpínských zón napříč klimatickými pásy v souvislosti s latitudinálním gradientem setkáváme s velkým počtem otázek a jen s velmi malým počtem odpovědí.

Přesto se v nedávné době se několik prací pokusilo o srovnání diverzity alpských oblastí. Na tropickou oblast se zaměřila studie Sklenář et al. (2014), ve které autoři porovnávali diverzitu alpské květeny sedmi hor tropických And, východní Afriky a Nové Guinei na různých prostorových úrovních. Alfa diverzita zde označovala průměrný počet druhů zjištěných v horách dané oblasti, beta diverzitu pak autoři získali vydělením gama diverzity (souhrn všech druhů oblasti) alfou. Nejvyšší průměrný počet druhů byl naměřen v oblasti africké alpské zóny (alfa diverzita), kde byl nejvíce diversifikovaný rod *Helichrysum*. Nejvyšší gama diverzitu ale vykazovala oblast párama (s druhově nejbohatším rodem *Draba*), zřejmě jako výsledek nejvyššího obratu druhů (beta diverzity), který naopak byl nejnižší u hor východní Afriky (Sklenář et al., 2014), a to přesto, že má africká alpská oblast nejvyšší procento endemismu (Hedberg, 1992). Prokázala se signifikantní korelace druhové bohatosti hor s jejich plochou v Andách a na Nové Guinei a s vysokou pravděpodobností i v Africe (ačkoliv zde vyšla p hodnota lehce přes 0,05). Tyto výsledky potvrzují domněnky Hedberga (1992) i závěry práce Hadley (1987) a souhlasí i s aktuálními studiemi (např. Onipchenko et al., 2019). V práci Sklenář et al. (2014) se potvrdil i předpoklad významu vzdálenosti (resp. izolovanosti): vegetace ze vzdálenějších hor si byly méně podobné, než vegetace z hor geograficky si bližších.

Východní Afriku do komplexního porovnání, které je tematicky blízké této bakalářské práci, zahrnuje studie Onipchenko et al. (2019). Autoři v ní s použitím vegetačních snímků různé velikosti porovnali diverzitu 22 alpských společenstev evropských Alp, Kavkazu, Mount Kenya, Tibetu a Alp Nového Zélandu s cílem odhalit latitudinální gradient. Gradient byl potvrzen pro druhovou (alfa) diverzitu vegetačních ploch o velikosti 1 m² a 100 m², nicméně jednalo se o pokles počtu druhů z rovníkových hor (Afrika) směrem do temperátních hor. Analogický signifikantní trend poklesu diverzity byl zjištěn také pro celkový počet druhů (gama diverzita, jako soubor všech druhů ve snímcích). Zajímavé jsou výsledky beta diverzity, která nevykazovala žádnou přímou souvislost s gama diverzitou, ani s latitudou či klimatem. Nabízí se tak otázka, jaké faktory (dle autorů lokálního rázu) obrat druhů definují.

Diversitou alpských druhů cévnatých rostlin v Evropě se zabývaly studie Lenoir et al. (2010) a Virtanen et al. (2003). První z obou studií potvrdila latitudinální gradient na úrovni gama diverzity na základě porovnání alpských oblastí v Alpách a skandinávských pohoří. Oproti práci Onipchenka et al. (2019) alfa diverzita nevykazovala signifikantní trend závislý na zeměpisné šířce, na rozdíl od beta diverzity počítané mezi jednotlivými zkoumanými plochami. Latitudinální gradient tedy podle Lenoira existuje pouze pro vyšší prostorové škály diverzity. Virtanen et al. (2003), kteří zkoumali diverzitu alpského pásu v celé Evropě, pokles diverzity od Alp směrem na sever nalézají naopak na lokální úrovni alfa diverzity, nikoli na úrovni gama nebo beta diverzity. S tímto pozorovaným trendem navíc nekorelují oblasti mediteránních hor, protože diverzita alpských vápencových oblastí v Mediteránu vyšla nižší než diverzita vápencových oblastí v Alpách. Na tento překvapivý trend bych se chtěla zaměřit v diplomové práci.

6. Závěr

Horské prostředí je specifické svými podmínkami i historickým vývojem. Pozornost ale přitahuje především vysokým počtem endemitů a druhovou bohatostí, kvůli čemuž je podle některých autorů výborným modelem pro studium faktorů ovlivňujících diverzitu i pro fenomény jako je například latitudinální gradient diverzity.

Diverzita alpínských oblastí vysokohorské vegetace byla zjišťována pro tropické i temperátní hory. Na základě rešerše se zdá být alpínská vegetace tropických pohoří druhově bohatší, než pohoří subtropického až mírného pásu. Zatímco se v páramu, afroalpínské vegetaci a v alpínském pásu Nové Guinei popořadě vyskytuje 3500, 370-500 a 1100 druhů cévnatých rostlin, ze zde zmíněných temperátních oblastí čítají Skalisté hory přibližně 600, Alpy 750-800 a Himaláje okolo 1200-1800 druhů. Ačkoliv tato čísla zdánlivě latitudinální gradient potvrzují, o jeho existenci přesto pouze na základě literární rešerše nelze rozhodnout.

Zásadními problémy znemožňující srovnání diverzit horských pohoří je používání nestejně definovaných termínů a metodicky odlišných přístupů k alpínským pohořím (viz např. odlišné údaje o nadmořských výškách, od kterých se podle jednotlivých autorů v podkapitolách 4.1 až 4.6 hranice lesa vyskytuje), nedokonale prozkoumané diverzity velkých pohoří (např. Himaláji) a komplikovaně kvantifikovatelné faktory jako historický vývoj, turismus nebo pastva. V neposlední řadě je nutné zmínit i klíčový vliv plochy alpínských oblastí na druhovou diverzitu, který je podle některých autorů výrazně silnější, než závislost druhové bohatosti na zeměpisné šířce, a proto zásadním způsobem komplikuje hledání latitudinálního gradientu. Přesto, že existují práce, které se latitudinálním gradientem v alpínských oblastech zabývají, zůstává nadále tato otázka nevyřešenou, a tedy je vhodným prostorem pro další studium.

7. Reference

- Anonymous (1989). The State of Forest Report.
- Anthelme, F., and Lavergne, S. (2018). Alpine and arctic plant communities: A worldwide perspective. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 30, 1–5.
- Anthelme, F., Jacobsen, D., Macek, P., Meneses, R.I., Moret, P., Beck, S., and Dangles, O. (2014). Biodiversity patterns and continental insularity in the tropical High Andes. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 46, 811–828.
- Antonelli, A., Kissling, W.D., Flantua, S.G.A., Bermúdez, M.A., Mulch, A., Muellner-Riehl, A.N., Kreft, H., Linder, H.P., Badgley, C., Fjeldsø, J., et al. (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nat. Geosci.* 11, 718–725.
- Audley-Charles, M. (1991). Tectonics Of The New Guinea Area. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 19, 17–41.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., et al. (2011). Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.
- Van Bemmelen, R.W. (1973). Geodynamic models for the Alpine type of orogeny (Test-case II: the Alps in central Europe). *Tectonophysics* 18.
- Billings, W.D. (1978). Alpine phytogeography across the Great Basin. *Gt. Basin Nat. Mem.* 44, 105–117.
- Billings, W.D. (1988). Alpine vegetation. In *North American Terrestrial Vegetation*, (Cambridge University Press), pp. 391–420.
- Birand, A., Vose, A., and Gavrillets, S. (2012). Patterns of species ranges, speciation, and extinction. *Am. Nat.* 179, 1–21.
- Bird, P. (1988). Formation of the Rocky Mountains. *Science.* 239, 1501–1507.
- Birks, H.J.B., and Willis, K.J. (2008). Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecol. Divers.* 1, 147–160.
- Bock, J.H., Jolls, C.L., and Lewis, A.C. (1995). The Effects of Grazing on Alpine Vegetation: A Comparison of the Central Caucasus, Republic of Georgia, with the Colorado Rocky Mountains, U.S.A. *Arct. Alp. Res.* 27, 130.
- Bond, D.P.G., and Grasby, S.E. (2017). On the causes of mass extinctions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 478, 3–29.
- Bowler, J.M., Hope, G.S., Jennings, J.N., Singh, G., and Walker, D. (1976). Late Quaternary climates of Australia and New Guinea. *Quat. Res.* 6, 359–394.
- Bowman, W.D., and Damm, M. (2002). Causes and Consequences of Alpine Vascular Plant Diversity in the Rocky Mountains. In *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, pp. 35–47.
- Brighouse, H., Swift, A., and Whittaker, A.R.H. (1972). Evolution and Measurement of Species. *Taxon* 21, 213–251.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., et al. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conserv. Biol.* 16, 909–923.
- Brouillet, L., and Whetstone, R.D. (1993). Climate and physiography. In *Flora of North America, North of Mexico*, (Oxford University Press), pp. 15–46.
- Byers, A. (2005). Contemporary human impacts on alpine ecosystems in the Sagarmatha (Mt. Everest) National Park, Khumbu, Nepal. *Ann. Assoc. Am. Geogr.* 95, 112–140.

- Chala, D., Zimmermann, N.E., Brochmann, C., and Bakkestuen, V. (2017). Migration corridors for alpine plants among the ‘sky islands’ of eastern Africa: do they, or did they exist? *Alp. Bot.* *127*, 133–144.
- Chown, S.L., and Gaston, K.J. (2000). Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Tree* *15*, 311–315.
- Contoli, L., and Luiselli, L. (2015). Contributions to biodiversity theory: The importance of formal rigor. *Web Ecol.* *15*, 33–37.
- Davies, T.J., Smith, G.F., Bellstedt, D.U., Boatwright, J.S., Bytebier, B., Cowling, R.M., Forest, F., Harmon, L.J., Muasya, A.M., Schrire, B.D., et al. (2011). Extinction Risk and Diversification Are Linked in a Plant Biodiversity Hotspot. *PLoS Biol.* *9*, e1000620.
- DeLong, D.C. (1996). Defining biodiversity. *AWildlife Soc. Bull.* *24*, 738–749.
- de Deus Vidal, J., and Clark, V.R. (2019). Afro-Alpine Plant Diversity in the Tropical Mountains of Africa (Elsevier Inc.).
- Dullinger, S., Dirnböck, T., and Grabherr, G. (2000). Reconsidering endemism in the North-eastern Limestone Alps. *Acta Bot. Croat.* *59*, 55–82.
- Ehrich, D., Gaudeul, M., Assefa, A., Koch, M.A., Mummenhoff, K., Nemomissa, S., Brochmann, C., Ahlmer, W., Marsan, P.A., Alvarez, N., et al. (2007). Genetic consequences of Pleistocene range shifts: Contrast between the Arctic, the Alps and the East African mountains. *Mol. Ecol.* *16*, 2542–2559.
- English, J.M., and Johnston, S.T. (2004). The Laramide Orogeny: What Were the Driving Forces? *Int. Geol. Rev.* *46*, 833–838.
- Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *48*, 1–23.
- Fahrig, L. (2020). Why do several small patches hold more species than few large patches? *Glob. Ecol. Biogeogr.* *29*, 615–628.
- Flantua, S.G.A., and Hooghiemstra, H. (2018). Historical connectivity and mountain biodiversity. In *Mountains, Climate and Biodiversity*, pp. 171–185.
- Flantua, S.G.A., O’Dea, A., Onstein, R.E., Giraldo, C., and Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *J. Biogeogr.* *46*, 1808–1825.
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., Holt, R.D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E.I., et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.* *226*, 9–15.
- Le Fort, P. (1975). Himalayas: the collided range. Present knowledge of the continental arc. *Am. J. Sci.* *275*, 1–44.
- Fowler, J.F., Nelson, B.E., and Hartman, R.L. (2014). Vascular plant flora of the alpine zone in the Southern Rocky Mountains, U.S.A. *J. Bot. Res. Inst. Texas* *8*, 611–636.
- Galley, C., and Linder, H.P. (2006). Geographical affinities of the Cape flora, South Africa. *J. Biogeogr.* *33*, 236–250.
- Gavrilets, S., Li, H., and Vose, M.D. (2000). Patterns of parapatric speciation. *Evolution (N. Y.)* *54*, 1126–1134.
- Gehrke, B., and Linder, H.P. (2011). Time, space and ecology: Why some clades have more species than others. *J. Biogeogr.* *38*, 1948–1962.
- Gehrke, B., and Linder, H.P. (2014). Species richness, endemism and species composition in the tropical Afroalpine flora. *Alp. Bot.* *124*, 165–177.

- Gizaw, A., Brochmann, C., Nemomissa, S., Wondimu, T., Masao, C.A., Tusiime, F.M., Abdi, A.A., Oxelman, B., Popp, M., and Dimitrov, D. (2016). Colonization and diversification in the African “sky islands”: insights from fossil-calibrated molecular dating of *Lychnis* (Caryophyllaceae). *New Phytol.* 211, 719–734.
- Graham, A. (2009). the Andes: a Geological Overview From a Biological Perspective. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 96, 371–385.
- Green, K., and Stein, J.A. (2015). Modeling the Thermal Zones and Biodiversity on the High Mountains of Meganesia: The Importance of Local Differences. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 47, 671–680.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geol. Soc. Am. Bull.* 112, 1091–1105.
- Hadley, K.S. (1987). Vascular alpine plant distributions within the central and southern Rocky Mountains, USA. *Arct. Alp. Res.* 19, 242–251.
- Hamilton, A.J. (2005). Species diversity or biodiversity? *J. Environ. Manage.* 75, 89–92.
- van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. *J. Biogeogr.* 1, 3–26.
- Van der Hammen, T., and Cleef, A. (1986). Development of the High Andean Paramo Flora and Vegetation. In *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 153–201.
- Harmsen, R., Spence, J.R., and Mahaney, W.C. (1991). Glacial interglacial cycles and development of the Afroalpine ecosystem on East African Mountains II. Origins and development of the biotic component. *J. African Earth Sci.* 12, 513–523.
- Hedberg, O. (1955). Altitudinal Zonation of the Vegetation on the East African Mountains. *Proc. Linn. Soc. London* 165, 134–136.
- Hedberg, O. (1964). Features of Afroalpine Plant Ecology. In *Acta Phytogeographica Suecica* 49, p. 150.
- Hedberg, O. (1969). Evolution and speciation in a tropical high mountain flora. *Biol. J. Linn. Soc.* 1, 135–148.
- Hedberg, O. (1970). Evolution of the Afroalpine Flora. *Biotropica* 2, 16–23.
- Hedberg, O. (1992). Afroalpine vegetation compared to paramo: convergent adaptations and divergent differentiation. *Paramo an Andean Ecosyst. under Hum. Influ.* 15–29.
- Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.* 163, 192–211.
- Holloway, J.D. (1970). The biogeographical analysis of a transect sample of the moth fauna of Mt. Kinabalu, Sabah, using numerical methods. *Biol. J. Linn. Soc.* 2, 259–286.
- Hope, G. (2014). The sensitivity of the high mountain ecosystems of New Guinea to climatic change and anthropogenic impact. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 46, 777–786.
- Hope, G.S. (1976). The Vegetational History of Mt Wilhelm, Papua New Guinea. *J. Ecol.* 64, 627–663.
- Hope, G., and Golson, J. (1995). Late Quaternary change in the mountains of New Guinea. *Antiquity* 69, 818–830.
- Itescu, Y. (2019). Are island-like systems biologically similar to islands? A review of the evidence. *Ecography (Cop.)*. 42, 1298–1314.
- Ivy-Ochs, S., Kerschner, H., Maisch, M., Christl, M., Kubik, P.W., and Schlüchter, C. (2009). Latest Pleistocene and Holocene glacier variations in the European Alps. *Quat. Sci. Rev.* 28, 2137–2149.

- Izco, J. (2015). Risk of extinction of plant communities: Risk and assessment categories. *Plant Biosyst.* *149*, 589–602.
- Izsák, J., and Papp, L. (2000). A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecol. Modell.* *130*, 151–156.
- Jablonski, D. (2001). Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* *98*, 5393–5398.
- Jablonski, D., Huang, S., Roy, K., and Valentine, J.W. (2017). Shaping the latitudinal diversity gradient: New perspectives from a synthesis of paleobiology and biogeography. *Am. Nat.* *189*, 1–12.
- Johns, R.J., Edwards, P.J., Utteridge, T.M.A., and Hopkins, H.F. (2006). *A Guide to the Alpine and Subalpine Flora of Mount Jaya*. (Royal Botanic Gardens, Kew).
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* *88*, 2427–2439.
- Kala, C.P., and Ratajc, P. (2012). High altitude biodiversity of the Alps and the Himalayas: Ethnobotany, plant distribution and conservation perspective. *Biodivers. Conserv.* *21*, 1115–1126.
- Kammer, P.M., and Möhl, A. (2002). Factors Controlling Species Richness in Alpine Plant Communities: An Assessment of the Importance of Stress and Disturbance. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* *34*, 398–407.
- Kirchheimer, B., Wessely, J., Gatringer, A., Hülber, K., Moser, D., Schinkel, C.C.F., Appelhans, M., Klatt, S., Caccianiga, M., Dellinger, A., et al. (2018). Reconstructing geographical parthenogenesis: effects of niche differentiation and reproductive mode on Holocene range expansion of an alpine plant. *Ecol. Lett.* *21*, 392–401.
- Koleff, P., and Gaston, K.J. (2001). Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography (Cop.)* *24*, 341–351.
- Koleff, P., Lennon, J.J., and Gaston, K.J. (2003). Are there latitudinal gradients in species turnover? *Glob. Ecol. Biogeogr.* *12*, 483–498.
- Körner, C. (1995). Alpine Plant Diversity: A Global Survey and Functional Interpretations. *Ecol. Stud.* *113*, 45–62.
- Körner, C. (2000). Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends Ecol. Evol.* *15*, 513–514.
- Körner, C. (2002). Mountain Biodiversity, its Causes and Function: an Overview. In *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, (London: Parthenon), pp. 3–20.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life* (Springer Berlin Heidelberg).
- Krishnaswamy, V.S., and Swaminath, J. (1965). Himalayan and Alpine geology: a review. *Min. Metallurg Inst., India Wadia Comm.* 172–192.
- Lal, J.B., Gulati, A.K., and Bist, M.S. (1991). Satellite mapping of alpine pastures in the himalayas. *Int. J. Remote Sens.* *12*, 435–443.
- Lamb, E.G., Bayne, E., Holloway, G., Schieck, J., Boutin, S., Herbers, J., and Haughland, D.L. (2009). Indices for monitoring biodiversity change: Are some more effective than others? *Ecol. Indic.* *9*, 432–444.
- Lande, R. (1998). Anthropogenic, Ecological and Genetic Factors in Extinction and Conservation. *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)* *40*, 259–269.
- Laurance, W.F. (2008). Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biol. Conserv.* *141*, 1731–1744.

- Lawrence, E.R., and Fraser, D.J. (2020). Latitudinal biodiversity gradients at three levels: Linking species richness, population richness and genetic diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 1–19.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W., Grytnes, J.A., et al. (2010). Cross-scale analysis of the region effect on vascular plant species diversity in southern and northern European mountain ranges. *PLoS One* 5, 6–8.
- Luteyn, J.L. (1999). *Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature*. The New York Botanical Garden Press (New York: New York Botanical Garden Press).
- Lyashevskaya, O., and Farnsworth, K.D. (2012). How many dimensions of biodiversity do we need? *Ecol. Indic.* 18, 485–492.
- MacArthur, R.H., and Wilson, E.O. (1963). An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution* (N. Y). 17, 373.
- Maxson, J., and Tikoff, B. (1996). Hit-and-run collision model for the Laramide orogeny, western United States. *Geology* 24, 968–972.
- McFadden, I.R., Sandel, B., Tsirogianis, C., Morueta-Holme, N., Svenning, J., Enquist, B.J., and Kraft, N.J.B. (2019). Temperature shapes opposing latitudinal gradients of plant taxonomic and phylogenetic β diversity. *Ecol. Lett.* 22, 1126–1135.
- Médail, F., and Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J. Biogeogr.* 36, 1333–1345.
- Miehe, G. (2003). Himalaya. In *Gebirge Der Erde: Landschaft - Klima - Pflanzenwelt*, pp. 325–348.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H. V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., et al. (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecol. Lett.* 10, 315–331.
- Molnar, P. (1989). The geologic evolution of the Tibetan Plateau. *Am. Sci.* 77, 350–360.
- Morrison, M.E.S., and Hamilton, A.C. (1974). Vegetation and Climate in the Uplands of South-Western Uganda During the Later Pleistocene Period: II. Forest Clearance and Other Vegetational Changes in the Rukiga Highlands During the Past 8000 Years. *J. Ecol.* 62, 1–31.
- Nagy, L., and Grabherr, G. (2009). High Mountains in latitude life zones: a worldwide perspective. In *The Biology of Alpine Habitats*, (Oxford University Press), pp. 6–20.
- Nakamura, G., Gonçalves, L.O., and Duarte, L. da S. (2019). Revisiting the dimensionality of biological diversity. *Ecography* (Cop.). 1–10.
- Niemelä, T., and Pellikka, P. (2004). Zonation and characteristics of the vegetation of Mt. Kenya. Pellikka P. Ylhäisi J, Clark B, Ed. *Taita Hills Kenya-Seminar, Reports J. a F. Excursion to Kenya. Exped. Reports Dep. Geogr. Univ. Helsinki* 40, 14–20.
- Olf, H., and Ritchie, M.E. (2002). Fragmented nature: consequences for biodiversity. *Landsc. Urban Plan.* 58, 83–92.
- Ozenda, P., and Borel, J.-L. (2003). The Alpine Vegetation of the Alps. In *Alpine Biodiversity in Europe, Ecological Studies*, (Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH), pp. 53–63.
- Panday, P.K., Frey, K.E., and Ghimire, B. (2011). Detection of the timing and duration of snowmelt in the Hindu Kush-Himalaya using QuikSCAT, 2000–2008. *Environ. Res. Lett.* 6, 2000–2008.
- Pant, R.K., Phadtare, N.R., Chamyal, L.S., and Juyal, N. (2005). Quaternary deposits in Ladakh and Karakoram Himalaya: A treasure trove of the palaeoclimate records. *Curr. Sci.* 88, 1789–1798.

- Patil, G.P., and Taillie, C. (1982). Diversity as a concept and its measurement. *J. Am. Stat. Assoc.* 77, 548–561.
- Pawlowski, B. (1970). Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Vegetatio* 21, 181–243.
- Peet, R.K. (1974). The Measurement of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 285–307.
- Perrigo, A., Hoorn, C., and Antonelli, A. (2020). Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.* 47, 315–325.
- Petchey, O.L., and Gaston, K.J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Lett.* 5, 402–411.
- Peyre, G., Balslev, H., Martí, D., Sklenář, P., Ramsay, P., Lozano, P., Cuello, N., Bussmann, R., Cabrera, O., and Font, X. (2015). VegPáramo, a flora and vegetation database for the Andean páramo. *Phytocoenologia* 45, 195–201.
- Pianka, E.R.. (1966). Latitudinal Gradients in Species Diversity : A Review of Concepts. *Am. Nat.* 100, 33–46.
- Pierce, K.L. (2003). Pleistocene glaciations of the Rocky Mountains. *Dev. Quat. Sci.* 1, 63–76.
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., and Sexton, J.O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* (80-.). 344, 1246752-1-1246752–10.
- Polunin, O., and Stainton, A. (1988). *Flowers of the Himalaya* (Oxford).
- Poole, R.W. (1974). *An introduction to quantitative ecology* (McGraw-Hill).
- Powell, C.M.A., and Conaghan, P.J. (1973). Plate tectonics and the Himalayas. *Earth Planet. Sci. Lett.* 20, 1–12.
- Prentice, M.L., Hope, G.S., Peterson, J.A., and Barrows, T.T. (2011). The Glaciation of the South-East Asian Equatorial Region. In *Developments in Quaternary Science*, (Elsevier Inc.), pp. 1023–1036.
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Colwell, R.K., Dalsgaard, B., Holt, B.G., Morueta-Holme, N., Nogues-Bravo, D., Whittaker, R.J., and Fjeldsø, J. (2019a). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* (80-.). 365, 1108–1113.
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Antonelli, A., Colwell, R.K., Holt, B.G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, C.M.Ø., Richardson, K., Rosing, M.T., Whittaker, R.J., et al. (2019b). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science* (80-.). 365, 1114–1119.
- Raven, P.H., and Axelrod, D.I. (1972). Plate Tectonics and Australasian Paleobiogeography. *Science* (80-.). 176, 1379–1386.
- Rawat, G.S. (2007). *Alpine Vegetation of the Western Himalaya: Species Diversity, Community Structure, Dynamics and Aspect of Conservation*.
- Rawat, G.S. (2012). Patterns of Plant Species Richness , Diversity and Endemism in the Alpine Zone of Western Himalaya. *Divers. Conserv. Plants Tradit. Knowl.* 253–268.
- Ricotta, C. (2005). Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheor.* 53, 29–38.
- Riebesell, J.F. (1993). Arctic-Alpine Plants on Mountaintops: Agreement with Island Biogeography Theory. *Am. Nat.* 142, 657–674.
- Rieseberg, L.H., and Willis, J.H. (2007). Plant speciation. *Science* (80-.). 317, 910–914.
- Rosenzweig, M.L. (1992). Species Diversity Gradients : We Know More and Less Than We Thought. *J. Mammal.* 73, 715–730.

- Rosenzweig, M.L., and Sandlin, E.A. (1997). Species Diversity and Latitudes : Listening to Area's Signal. *Oikos* 80, 172–176.
- van Royen, P. (1980). Alpine Flora of New Guinea. *I*.
- Salick, J., Ghimire, S.K., Fang, Z., Dema, S., and Konchar, K.M. (2014). Himalayan Alpine Vegetation, Climate Change and Mitigation. *J. Ethnobiol.* 34, 276.
- Saxena, M.N. (1971). Geological Classification and the Tectonic History of the Himalaya. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.* 37, 28–54.
- Scherrer, P., and Pickering, C.M. (2001). Effects of grazing, tourism and climate change on the alpine vegetation of Kosciuszko National Park. *Vic. Nat. Blackburn* 118, 93–99.
- Schluter, D., and Pennell, M.W. (2017). Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature* 546, 48–55.
- Schmid, S.M., Fügenschuh, B., Kissling, E., and Schuster, R. (2004). Tectonic map and overall architecture of the Alpine orogen. *Eclogae Geol. Helv.* 97, 93–117.
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., and Tribsch, A. (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Mol. Ecol.* 14, 3547–3555.
- Schuler, H., Hood, G.R., Egan, S.P., and Feder, J.L. (2016). Modes and mechanisms of speciation.
- Shivanna, K.R. (2020). The Sixth Mass Extinction Crisis and its Impact on Biodiversity and Human Welfare. *Resonance* 25, 93–109.
- Simões, M., Breitzkreuz, L., Alvarado, M., Baca, S., Cooper, J.C., Heins, L., Herzog, K., and Lieberman, B.S. (2016). The Evolving Theory of Evolutionary Radiations. *Trends Ecol. Evol.* 31, 27–34.
- Simpson, B.B., and Todzia, C.A. (1990). Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *Am. J. Bot.* 77, 1419–1432.
- Sklenář, P., and Balslev, H. (2005). Superpáramo plant species diversity and phytogeography in Ecuador. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 200, 416–433.
- Sklenář, P., Dušková, E., and Balslev, H. (2011). Tropical and Temperate: Evolutionary History of Páramo Flora. *Bot. Rev.* 77, 71–108.
- Sklenář, P., Hedberg, I., and Cleef, A.M. (2014). Island biogeography of tropical alpine floras. *J. Biogeogr.* 41, 287–297.
- Smith, J.M.B. (1975). Notes on the Distributions of Herbaceous Angiosperm Species in the Mountains of New Guinea. *J. Biogeogr.* 2, 87.
- Smith, J.M.B. (1977). Origins and ecology of the tropicalpine flora of Mt Wilhelm, New Guinea. *Biol. J. Linn. Soc.* 9, 87–131.
- Smith, J.M.B. (1981). Colonist Ability, Altitudinal Range and Origins of the Flora of Mt Field, Tasmania. *J. Biogeogr.* 8, 249.
- Smith, J.B.M., and Cleef, A.M. (1988). Composition and Origins of the World ' s Tropicalpine Floras. *J. Biogeogr.* 15, 631–645.
- Smyčka, J., Roquet, C., Renaud, J., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., and Lavergne, S. (2018). Reprint of: Disentangling drivers of plant endemism and diversification in the European Alps - a phylogenetic and spatially explicit approach. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 30, 31–40.
- Spehn, E.M., Messerli, B., and Körner, C. (2002). A Global Assessment of Mountain Biodiversity: Synthesis. In *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, (Parthenon), pp. 325–335.

- Stehlik, I. (2003). Resistance or emigration? Response of alpine plants to the ice ages. *Taxon* 52, 499–510.
- Stevens, R.D., and Tello, J.S. (2014). On the measurement of dimensionality of biodiversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1115–1125.
- Stevens, R.D., and Tello, J.S. (2018). A latitudinal gradient in dimensionality of biodiversity. *Ecography (Cop.)*. 41, 2016–2026.
- Stohlgren, T.J., Schell, L.D., and Vanden Heuvel, B. (1999). How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain grasslands. *Ecol. Appl.* 9, 45–64.
- Svenning, J.-C., Eiserhardt, W.L., Normand, S., Ordonez, A., and Sandel, B. (2015). The Influence of Paleoclimate on Present-Day Patterns in Biodiversity and Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 551–572.
- Swingland, I.R. (The D.I. of C. and E. (2001). Biodiversity, Definition of. In *Encyclopedia of Biodiversity*, Simon A. Levin, ed. (Academic Press), pp. 377–391.
- Taberlet, P., Zimmermann, N.E., Englisch, T., Tribsch, A., Holderegger, R., Alvarez, N., Niklfeld, H., Coldea, G., Mirek, Z., Moilanen, A., et al. (2012). Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities. *Ecol. Lett.* 15, 1439–1448.
- Talon, B. (2010). Reconstruction of Holocene high-altitude vegetation cover in the French southern alps: Evidence from soil charcoal. *Holocene* 20, 35–44.
- Terborgh, J. (1973). On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. *Am. Nat.* 107, 481–501.
- Tittensor, D.P., and Worm, B. (2016). A neutral-metabolic theory of latitudinal biodiversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25, 630–641.
- Tricart, P. (1984). From Passive Margin To Continental Collision: a Tectonic Scenario for the Western Alps. *Am. J. Sci.* 284, 97–120.
- Trümpy, R. (1960). Paleotectonic evolution of the central and western Alps. *Bull. Geol. Soc. Am.* 71, 843–907.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography (Cop.)*. 33, 23–45.
- Veech, J.A., and Crist, T.O. (2010). Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology* 91, 1964–1969.
- Vellend, M. (2002). Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *J. Veg. Sci.* 12, 545–552.
- Virtanen, R., Dirnböck, T., Dullinger, S., Grabherr, G., Pauli, H., Staudinger, M., and Villar, L. (2003). Patterns in the Plant Species Richness of European High Mountain Vegetation. In *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, (Routledge), pp. 149–172.
- Vonlanthen, C.M., Kammer, P.M., Eugster, W., Bühler, A., and Veit, H. (2006). Alpine vascular plant species richness: The importance of daily maximum temperature and pH. *Plant Ecol.* 184, 13–25.
- Wallis, G.P., Waters, J.M., Upton, P., and Craw, D. (2016). Transverse Alpine Speciation Driven by Glaciation. *Trends Ecol. Evol.* 31, 916–926.
- Wang, P., Yao, H., Gilbert, K.J., Lu, Q., Hao, Y., Zhang, Z., and Wang, N. (2018). Glaciation-based isolation contributed to speciation in a Palearctic alpine biodiversity hotspot: Evidence from endemic species. *Mol. Phylogenet. Evol.* 129, 315–324.
- Warren, B.H., Simberloff, D., Ricklefs, R.E., Aguilée, R., Condamine, F.L., Gravel, D., Morlon, H., Mouquet, N., Rosindell, J., Casquet, J., et al. (2015). Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecol. Lett.* 18, 200–217.

- Weber, W.A. (2003). The Middle Asian element in the Southern Rocky Mountain Flora of the western United States: A critical biogeographical review. *J. Biogeogr.* 30, 649–685.
- White, F. (1978). The Afromontane Region. In *Biogeography and Ecology of Southern Africa*, pp. 463–513.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30, 279–338.
- Wick, L., and Tinner, W. (1997). Vegetation changes and timberline fluctuations in the Central Alps as indicators of holocene climatic oscillations. *Arct. Alp. Res.* 29, 445–458.
- Wiens, J.J. (2011). The Causes Of Species Richness Patterns Across Space, Time, And Clades And The Role Of “Ecological Limits.” *Q. Rev. Biol.* 86, 75–96.
- Xu, S., Böttcher, L., and Chou, T. (2019). Diversity in Biology: definitions, quantification, and models. *Off. J. Sociedad Biofísicos Lat. Americanos* 17.
- Yaacobi, G., Ziv, Y., and Rosenzweig, M.L. (2007). Habitat fragmentation may not matter to species diversity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 2409–2412.
- Young, A., Boyle, T., and Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Tree* 11, 413–418.
- Zhisheng, A., Kutzbatch, J.E., Warren, P.L., and Porter, S.C. (2001). Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya- Tibetan plate... *Nature* 411, 62–66.